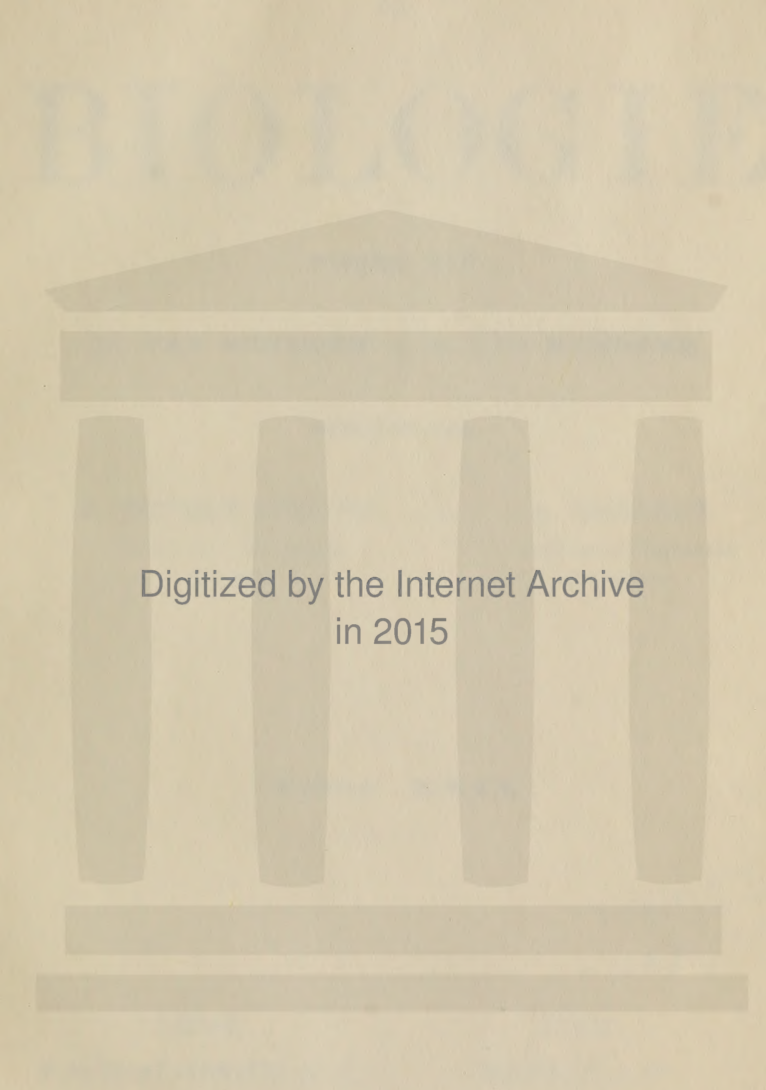


ARCHIVES

DE

BIOLOGIE

FONDÉES PAR

Ed. VAN BENEDEN et Ch. VAN BAMBEKE

PUBLIÉES PAR

O. VANDER STRICHT
Professeur à l'Université
de Gand.

et

A. BRACHET
Professeur à l'Université
de Bruxelles.

Tome XXIX.

LIÉGE,
H. VAILLANT-CARMANNE (S. A.)
IMPRIMEUR
4, place St-Michel.

PARIS,
MASSON et Cie
Éditeurs-libraires de l'Académie de Médecine
120, boulevard St-Germain.

1914

TABLE DES MATIÈRES

ARCHIVES DE BIOLOGIE

Fondées par Ed. Van Beneden et Ch. Van Bambeke

Publiées par O. VANDER STRICHT et A. BRACHET

A nos Lecteurs et à nos Collaborateurs,

Après une interruption de près de cinq années, les Archives de Biologie *recommencent de paraître. Nous n'avons pas voulu, pendant toute la durée de l'occupation allemande, soumettre à la censure ennemie les mémoires qui nous étaient envoyés. De même que toutes nos Universités ont fermé leurs portes, ont suspendu la vie scientifique du pays plutôt que de la soumettre au visa allemand, de même les* Archives de Biologie *ont été arrêtées par notre propre volonté jusqu'à ce que nous puissions en reprendre la direction en pleine indépendance.*

Le fascicule qui paraît aujourd'hui et termine le tome XXIX, était entièrement composé avant la déclaration de guerre de l'Allemagne à la Belgique ; les planches étaient exécutées et tirées. Pour les raisons indiquées plus haut, nous en avons retardé le brochage et l'expédition.

Certains regretteront peut-être que, par un hasard indépendant de notre volonté, le premier fascicule des Archives *qui paraisse après la grande guerre, contienne un travail écrit en allemand. Mais ce travail a été fait en grande partie dans le laboratoire de l'un de nous ; c'est à Bruxelles qu'il a été écrit, et si l'auteur a employé la langue allemande, c'est parce qu'elle est et restera longtemps encore la langue scientifique la plus usuelle des pays scandinaves.*

Les Archives de Biologie *ont toujours accepté les travaux écrits dans les quatre langues scientifiques : français, anglais, italien et allemand. Bien que fondées en Belgique et dirigées par des Belges, elles tiennent à conserver le caractère international que doit avoir un grand périodique dont le pays d'origine est petit par son étendue et le chiffre de sa population. Ceux de nos alliés et des neutres dont la langue seconde est l'allemand, nous trouveront toujours heureux de publier leurs travaux scientifiques. S'ils le désirent nous nous mettrons à leur disposition pour faire traduire en français leurs manuscrits allemands, et nous leur offrons, à*

titre entièrement gracieux, de revoir en accord avec eux les textes qu'ils nous enverront en français.

Dans peu de semaines, le premier fascicule du tome XXX sortira des presses, et la publication reprendra son cours régulier. Pourtant tous nos lecteurs et nos collaborateurs comprendront les difficultés considérables auxquelles nous devrons faire face, actuellement et pendant les quelques années qui vont suivre.

Après le désastre matériel subi par la Belgique du fait de la guerre, la renaissance intellectuelle du pays, qui est liée à sa renaissance économique, doit être le but immédiat de tous les Belges éclairés. Nous considérons donc comme un devoir d'assumer la tâche que nous entreprenons, quelles qu'en soient les difficultés. Nous comptons, pour la réaliser, sur l'appui bienveillant de nos lecteurs, de nos anciens abonnés, de nos collaborateurs.

Peut-être, par la force des choses, serons-nous obligés d'élever, au moins momentanément, le prix de l'abonnement. Nous ne le ferons que si nous y sommes absolument forcés et dans la mesure strictement nécessaire.

Les Directeurs.

O. VANDER STRICHT,

A. BRACHET.

Etude sur les voies lymphatiques de l'œil et de l'orbite,

PAR LE

Dr GEORGES LEBOUCQ

Chef des travaux anatomiques à l'Université de Gand.

(PLANCHES I, II, III)

La circulation oculaire et spécialement la circulation lymphatique, fait, depuis bientôt cinquante ans, l'objet de recherches incessantes. Aussi le nombre des travaux sur cette matière est-il énorme. La bibliographie de LEBER publiée en 1903 ne comporte pas moins de 1328 numéros. Ce chiffre prouve que la question est ardue et controversée, et qu'elle mérite encore toute l'attention des chercheurs. La pathologie de l'œil toute entière repose en effet sur la circulation des liquides intraoculaires, et, si longtemps que cette base ne sera pas établie d'une façon inébranlable, la plupart des grands problèmes de la pathologie ne.pourront se résoudre. Il est donc nécessaire de poursuivre les recherches dans ce sens et toute contribution apportée à cette étude, si minime soit-elle, peut concourir à élucider ce point difficile.

Je n'ai pas l'intention de retracer ici l'historique de la question ; elle ne peut rien apprendre après l'exposé magistral qu'en a fait le professeur LEBER dans la 2e édition du traité de GRAEFE-SAEMISCH (33).

Je me bornerai à rappeler sommairement les opinions actuellement émises :

Pendant longtemps la circulation lymphatique, telle que l'avait établie LEBER, a servi de base à toutes les investiga-

tions : la sécrétion de l'humeur aqueuse par les procès ciliaires, le passage de la chambre postérieure par la pupille dans la chambre antérieure ; puis l'élimination par la face antérieure de l'iris, de là dans les veines de l'iris, et par l'angle iridocornéen, dans le canal de Schlemm.

Le premier point qui ait été attaqué est celui concernant la sécrétion de l'humeur aqueuse.

Déjà en 1880, Ulrich, (52) puis Schick (44) en 1885 ont contesté l'existence d'un courant amenant l'humeur aqueuse dans la chambre antérieure par la pupille, et soutenu le rôle actif de la face antérieure de l'iris dans la sécrétion, fait qui a toujours été vivement combattu par Leber.

En 1898 paraît un premier travail de C. Hamburger (22), niant toute communication entre les chambres antérieure et postérieure ; peu de temps après, en 1900, son mémoire intitulé : « Ueber die Quellen des Kammerwassers » (23) le met carrément en opposition avec l'école d'Heidelberg.

C. Hamburger démontre par une argumentation très serrée que les bases de la circulation lymphatique, établies par Leber sont fausses. Les erreurs proviennent de la confusion entre l'humeur aqueuse normale et pathologique. L'humeur aqueuse normale, déclare l'auteur, est sécrétée par la face antérieure de l'iris et s'élimine avec une extrême lenteur par les veines iridiennes et le canal de Schlemm.

Toutes les expériences ultérieures de Hamburger sont venues confirmer ses idées ; dans un dernier travail présenté en 1911 au Congrès d'Heidelberg (25), il n'admet même plus le rôle du canal de Schlemm dans l'élimination ; celle-ci ne se ferait que par une transsudation infiniment lente dans les veines iridiennes.

Ces deux écoles antagonistes ont évidemment leurs adeptes, mais il faut convenir que la plupart des derniers travaux en la matière confirment les idées de Hamburger. Ulbrich (51), Stock (47), Winselmann (58).

En 1911, Wessely (57), dans un travail sur les échanges des liquides intraoculaires, montre qu'il n'y a pas incompa-

tibilité entre les idées de Leber et de Hamburger, la sécrétion de l'humeur aqueuse se faisant, probablement, et par les corps ciliaires et par la face antérieure de l'iris. Il admet que la majeure partie du liquide s'élimine par le canal de Schlemm. L'humeur aqueuse, d'après Wessely, n'est pas un produit de l'activité cellulaire, c'est une transsudation des vaisseaux, donc de la lymphe dont la plupart des substances colloïdales ont été retenues sur le filtre.

Enfin en 1911 un travail d'Otto Weiss (54) « Der Intraoculare Flussigkeitswechsel » vient jeter le doute sur toute la physiologie de la circulation lymphatique de l'œil : Sans en nier catégoriquement l'existence, Weiss déclare que rien ne prouve qu'il y a une circulation des liquides intraoculaires. En tout cas, dit-il, la transsudation dans les veines et spécialement dans le canal de Schlemm est un fait physiquement impossible, la pression intraveineuse dépassant de beaucoup la tension intraoculaire.

Voici quelques chiffres :

D'après v. Schultèn, la pression du sang dans l'artère ophtalmique est de 2 à 15 mm. inférieure à celle dans la carotide; or, chez le lapin, dans la carotide existe une pression de 90 à 110 mm. Hg.

D'après Niesnamoff les capillaires des procès ciliaires seraient soumis à une pression de 50 mm. Hg.

D'après O. Weiss dans les artères ciliaires, pendant la diastole, existe une pression de 50 à 70 mm. Hg. Cette pression diminuant environ de 10 °/₀ en passant par les capillaires, est donc encore de 40 à 60 mm. Hg. dans les veines. Elle est par conséquent notablement supérieure à la tension intraoculaire qui varie chez le lapin entre 20 et 25 mm. Hg. C'est en se basant sur les résultats de ses expériences, établis avec précision, que O. Weiss a émis l'hypothèse, un peu hasardée, qu'il n'y a pas de circulation dans la chambre antérieure.

Comme je tâcherai de le démontrer dans le présent travail, le système veineux est fermé en effet à toute élimination d'humeur aqueuse, mais il existe en dehors de lui un système

lymphatique indépendant, destiné à la circulation des liquides intraoculaires.

C'est à cette conclusion importante qu'ont abouti les nombreuses expériences que je me propose d'exposer ici. Toutes ces expériences ont été faites sur le vivant, celles pratiquées sur le cadavre ayant trop souvent conduit à des erreurs graves.

L'animal dont je me suis servi est le lapin ; c'est l'œil du lapin qui a d'ailleurs fait l'objet de presque toutes les expériences de ce genre parce qu'il s'y prête le mieux.

Il convient cependant de justifier ce choix, après les déclarations faites par Nuel et Benoit dans leur travail sur la circulation intraoculaire paru en 1900 (40). Ces auteurs ont prétendu que l'œil du lapin se comportait d'une façon tout à fait différente de celle des autres animaux, au point de vue de la circulation de l'humeur aqueuse. Ces assertions sont basées sur trois faits, l'un d'ordre anatomique, les deux autres d'ordre physiologique.

1° Le canal de Schlemm n'existerait pas chez le lapin : si l'on appelle canal de Schlemm le sinus annulaire scléral tel qu'il se présente chez l'homme, il est exact de dire qu'il n'existe pas ; mais à ce compte il n'existe pas plus dans l'œil des autres animaux étudiés par Nuel et Benoit, à savoir le chien, le chat et la poule. Chez le lapin les veines ciliaires antérieures sont reliées entre elles, au niveau du limbe, par des petites veinules, un plexus veineux, comme dit Leber, entourant la périphérie de la cornée et en tout point analogue au canal de Schlemm de l'œil humain. Dans le cours de ce travail, quand je parlerai du canal de Schlemm, j'aurai donc en vue ce plexus veineux de Leber.

2° L'iris ne jouerait aucun rôle dans l'absorbtion : un regard jeté sur les photographies suffit à montrer que cette assertion est inexacte.

3° Chez le lapin, le principal émonctoire de l'humeur aqueuse serait le vitré. Ceci est une erreur plus grave : seul de tous les mammifères, le lapin présenterait ce fait extraor-

dinaire ; à priori c'est peu probable et ne pourrait s'expliquer que par des raisons anatomiques et embryologiques qui n'existent pas. J'aurai dans la suite, à plusieurs reprises, l'occasion de démontrer l'inexactitude de ce fait.

Au point de vue de la circulation intraoculaire, le lapin ne mérite donc nullement de mention spéciale et peut fort bien occuper la place qui lui revient entre l'homme, le chien, le chat et la poule étudiés par Nuel et Benoit.

La plupart de mes expériences ont consisté à faire des injections de corps de diverse nature dans les chambres antérieure et postérieure et dans le vitré. Ces injections sont faites à l'aide d'une seringue de Pravaz armée d'une fine aiguille de platine.

Pour injecter la chambre antérieure, voici comment je procède : le lapin étant immobilisé dans une cage et l'œil anesthésié à la cocaïne, je place un blépharostat, je fixe l'œil en saisissant à l'aide d'une pince la conjonctive bulbaire contre la cornée ; puis j'enfonce l'aiguille dans la sclérotique à 2 ou 3 millimètres du bord de la cornée derrière les mords de la pince ; je dirige l'aiguille en avant de manière à la faire passer entre l'iris et la face antérieure du cristallin et je l'enfonce jusqu'à ce que la pointe apparaisse dans l'orifice pupillaire ; à ce moment, une légère pression sur le piston dépose dans la chambre antérieure une petite quantité de la substance à injecter, et l'aiguille est retirée brusquement. De cette façon on ne perd pas une goutte d'humeur aqueuse. Il faut éviter d'introduire une trop grande masse d'injection pour ne pas modifier la tension intraoculaire. Je reviendrai d'ailleurs dans le cours du travail sur certains détails de technique qui ont leur importance. L'injection dans le vitré se fait le plus possible en arrière du bulbe pour éviter que le liquide ne passe dans le segment antérieur ; le corps vitré se laissant peu comprimer, la quantité injectée est nécessairement fort réduite. J'ai complété les résultats que m'ont donnés les injections, en faisant des ligatures de vaisseaux lymphatiques.

Quant aux détails de la technique histologique, ils n'offrent rien de spécial ; j'ai employé à peu près exclusivement l'enrobage à la celloïdine et les colorants habituels.

La fixation des pièces variant d'après la nature de la substance employée, j'en parlerai en temps et lieu.

Voici le plan que je me propose de suivre :

A. — Circulation lymphatique antérieure de l'œil.

I. — Injection de solutions aqueuses.

a) Cristalloïdales.

b) Colloïdales.

II. — Injection d'huile.

III. — Injection de corps solides en suspension.

IV. — Ligature des lymphatiques du cou.

Recherche des vaisseaux lymphatiques de l'orbite.

B. — Circulation lymphatique postérieure :

Corps vitré.

Espace périchoroïdien.

A. — Circulation lymphatique antérieure de l'œil

I. Injection de solutions aqueuses.

Cette méthode de recherches consiste à introduire dans la chambre antérieure de l'animal vivant une petite quantité d'une faible solution aqueuse de certaines substances que l'on retrouve plus tard dans les coupes microscopiques après les avoir précipitées par les réactifs appropriés.

Tous les produits chimiques ne conviennent pas à cet usage. Il faut d'abord que la substance ne soit pas irritante et ne provoque pas une réaction inflammatoire immédiate. Il faut ensuite qu'elle puisse se retrouver aisément dans les préparations microscopiques, donc qu'elle soit précipitable et que le précipité ainsi obtenu ne soit soluble dans aucun des liquides employés en technique histologique. Ces différents desiderata réduisent notablement le nombre des produits

chimiques utilisables. Il y a lieu tout d'abord d'établir une distinction entre les solutions de cristalloïdes et de colloïdes.

a) *Solutions cristalloïdales.*

Je me suis servi de solutions aqueuses à 0, 5 °/₀ de chromate de sodium, introduites en petite quantité dans la chambre antérieure. L'animal est sacrifié 1 à 6 heures après l'injection et le bulbe énucléé est plongé soit dans une solution de nitrate d'argent à 1 °/₀, soit dans un mélange à parties égales de nitrate de plomb à 3 °/₀ et de formol à 10 °/₀, le nitrate de plomb seul étant un fort mauvais fixateur. Le précipité de chromate d'argent ou de plomb se retrouve facilement dans les coupes.

J'ai fait également des injections de ferrocyanure de potassium, en traitant les pièces par le perchlorure de fer (procédé de Knies, L. Weiss, Ulrich et autres). Les résultats que m'ont donnés ces injections ne diffèrent guère de ceux décrits par ces auteurs ; aussi je crois inutile d'y revenir.

Comme autres corps cristalloïdes j'ai employé différents sels de nickel (sulfate et chlorure) en solution à 0,5 — 1 °/₀. La moindre trace de nickel se décèle à l'aide de la diméthylglioxyme en produisant des aiguilles roses des plus caractéristiques et à peu près insolubles dans l'alcool, l'éther, etc. Je me suis servi, comme fixateur, d'une solution alcoolique de diméthylglioxyme à 2 0/0. Voici les résultats que l'on obtient par ces injections :

La paroi toute entière de la chambre antérieure est imprégnée du liquide injecté. La pénétration dans le stroma de l'iris se fait par toute la surface antérieure ainsi que par le bord pupillaire. Les aiguilles roses du précipité traversent la paroi des veines et des artères de l'iris et se retrouvent à l'intérieur de ces vaisseaux. C'est dans l'angle iridocornéen et les espaces de Fontana que le précipité est le plus abondant. Partant de cet endroit, la solution de chlorure de nickel d'une part a infiltré la zone sclérocornéenne autour du canal de Schlemm et des veines ciliaires antérieures, en

pénétrant même à l'intérieur de ces vaisseaux ; d'autre part, a envahi les procès ciliaires et a diffusé de là dans la chambre postérieure et dans le vitré. Ces dernières voies sont beaucoup moins importantes que les premières.

En arrière de l'insertion du muscle ciliaire sur la sclérotique, l'infiltration du stroma est presque nulle ; l'injection ne se retrouve plus guère qu'à l'intérieur des veines ciliaires postérieures, des veines choroïdiennes et un peu dans l'espace périchoroïdien.

La cornée montre une imprégnation tout à fait remarquable. L'injection y a pénétré par l'endothelium postérieur et la membrane de Descemet et la précipitation par la diméthylglioxyme a donné lieu à la formation de canaux d'une régularité étonnante, partant de la face postérieure et traversant toute l'épaisseur de la cornée jusqu'à l'epithelium antérieur ; de nombreuses ramifications se détachent à angle droit de ces soi-disant canaux, et constituent entre les fibres cornéennes des arborisations des plus élégantes (phot. 1). Je signale ce phénomène non pas simplement à titre de curiosité, mais pour donner un exemple frappant de ce que peut donner la diffusion mécanique dans ce genre d'expériences.

Il ne s'agit, en effet, d'aucun processus physiologique. Le chlorure de nickel doué d'un remarquable pouvoir de diffusion a imprégné la cornée ; puis au contact de la diméthylglioxyme a cristallisé en aiguilles roses au sein de ce tissu compact et a formé de la sorte ces figures étranges par leur disposition et leur forme. Comme le même phénomène se reproduisait avec la même régularité après chaque expérience, j'ai longtemps cru qu'il dépendait de la texture de la cornée, et j'étais prêt à admettre l'existence de canalicules allant de la membrane de Descemet à la membrane de Bowman ; d'autant plus que la diffusion seule n'expliquait pas le phénomène. En effet, des coupes de cornée plongée pendant 1 à 2 heures dans une solution aqueuse de chlorure de nickel à 1 $^{0}/_{0}$, puis fixée dans la solution alcoolique de diméthylglioxyme, montrent une imprégnation superficielle qui ne ressemble en rien à celle obtenue chez l'animal vivant.

D'autre part, j'ai refait un grand nombre d'expériences avec beaucoup d'autres produits diffusibles et ne suis jamais parvenu à faire apparaître des arborisations analogues à celles dont je viens de parler. Ces figures sont donc bien en rapport avec la nature cristalline du précipité.

A propos de la circulation de la cornée, Leber a d'une façon catégorique, mis les chercheurs en garde contre la fausse interprétation des résultats d'injections diffusibles. Voici ses paroles : « Dass man mit Beharrlichkeit immer wieder auf « die Annahme einer Strömung der Ernährungsflüssigkeit « in der Hornhaut zurückkam, beruht hauptsächlich auf der « schon wiederholt von mir gerügten Verwechselung mit « Diffusionsströmen, welche bei Einführung dem Körper « fremder diffusibler Substanzen eintreten, aber mit einer « Strömung von wässeriger Flüssigkeit nichts zu thun « haben. » (*).

Ce qui est vrai pour la cornée, formée d'un tissu très dense, l'est à plus forte raison pour les autres parties de l'œil en contact avec le liquide diffusible.

Celui-ci s'infiltre, il est vrai, dans les voies normales d'écoulement de l'humeur aqueuse, mais aussi dans tous les tissus avoisinants. C'est ainsi qu'on le retrouve à l'intérieur non seulement des veines mais encore des artères. Ce dernier fait suffit à lui seul à rejeter tous les procédés consistant à faire des injections à l'aide de solutions cristalloïdes.

b) *Solutions colloïdales.*

Les substances colloïdes constituent un groupe fort peu homogène. On sait, en effet, par les plus récents travaux, d'abord qu'il n'existe pas de limite nette entre les cristalloïdes et les colloïdes, certains corps pouvant se comporter tantôt comme les premiers, tantôt comme les seconds ; ensuite que

(*) Th. Leber. Die Circulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. Graefe-Saemisch. Handb. der. ges. Augenh. II Aufl. 1903. Seite 363.

dans les solutions colloïdales la grandeur des particules solides peut varier dans de telles proportions (de $\mu\mu$ à μ) que les propriétés physiques de ces solutions sont loin d'être semblables pour tous les corps de ce groupe. Leurs propriétés biologiques sont également très variables. Les solutions à particules extrêmement petites, par exemple celles de carminate de soude, introduites dans l'œil, se comportent comme des liquides plus ou moins diffusibles. Il n'en est pas de même des solutions à grains beaucoup plus gros comme l'argent colloïdal. Les particules d'argent sont suffisamment grandes pour être visibles à l'ultramicroscope ; elles sont nettement distinctes du liquide ambiant dans lequel elles sont suspendues ; c'est pourquoi on a donné à ce genre de liquides le nom de solutions suspensoïdales. Celles-ci, injectées dans l'œil, ne se comportent pas comme des liquides, mais comme des corps solides ; elles provoquent la diapédèse des globules blancs et les grains en suspension sont phagocytés. J'aurai l'occasion de revenir sur ce point dans la suite de ce travail. Il serait intéressant de rechercher à partir de quelle grandeur les particules en suspension exercent une action sur les leucocytes ; on pourrait, de ce fait, ajouter un élément important à la connaissance de la phagocytose.

Je ne parlerai donc ici que des solutions colloïdales se comportant comme des liquides.

Je me suis servi de substances qui, étant précipitées au moment de la fixation, se retrouvent aisément dans ses préparations microscopiques ; ces substances sont : le carminate de soude, le rose Bengale et la Cyclamine, tous trois en solution aqueuse à 1 °/₀.

L'animal étant sacrifié de 1 à 12 heures après l'injection, les yeux sont plongés dans une solution de nitrate de plomb à 3 °/₀ et formol à 10 °/₀, à parties égales, après le carminate ; dans une solution de nitrate d'argent à 2 °/₀ après le rose Bengale ou la Cyclamine. Les pièces traitées par le nitrate de plomb doivent être lavées pendant 24 heures à l'eau courante, sinon ce sel se précipite par l'alcool et remplit les tissus de petits cristaux dont il est fort difficile de se débarrasser.

Les coupes des pièces fixées au nitrate d'argent doivent être plongées pendant une minute dans l'hyposulfite de soude pour y dissoudre l'argent et éviter ainsi que les préparations ne noircissent après quelques heures d'exposition à la lumière.

Les trois substances employées se sont comportées de la même façon. Voici les résultats de ces expériences :

La filtration dans les parois de la chambre antérieure se voit déjà fort bien après une heure ; mais les résultats sont plus démonstratifs dans les pièces fixées 3 à 4 heures après l'injection.

Le précipité rose se retrouve dans tous les tissus délimitant la chambre antérieure :

1°) *Dans l'iris* : le stroma de l'iris est coloré en rose jusqu'à l'epithelium postérieur ; la substance colorante semble y avoir pénétré par toute la face antérieure ainsi que par le bord pupillaire au voisinage duquel le précipité est plus dense ; elle n'a pas imprégné le sphincter de la pupille.

Les vaisseaux iridiens, artères et veines, tranchent sur le fond rose du stroma par leur absence complète de coloration. Le produit injecté n'a pénétré ni à l'intérieur des vaisseaux, ni même dans leur paroi. On ne remarque pas non plus d'accumulation plus forte du précipité autour des vaisseaux. Ces préparations montrent donc à toute évidence que les solutions colloïdales de carminate de soude, de rose Bengale ou de Cyclamine, mêlées à l'humeur aqueuse, ne sont pas absorbées par les vaisseaux de l'iris.

2°) *Dans l'angle iridocornéen* : Le précipité est le plus abondant dans les mailles du ligament pectiné et dans les espaces de Fontana. A cet endroit il forme de gros grains compacts. C'est l'endroit où vont se réunir, avant de quitter le globe oculaire, les liquides venant directement de la chambre antérieure et le liquide ayant imprégné l'iris ; à partir de ce point on peut suivre en effet le passage de la matière colorante à travers la paroi du bulbe. Ce passage se fait tout le long des veines ciliaires antérieures ; le tissu scléro-cornéen entourant

ces veines est coloré en rose d'une manière diffuse depuis le canal de Schlemm jusqu'en dehors de l'œil. Quant au canal de Schlemm et aux veines ciliaires qui en partent, ils sont complètement dépourvus de précipité. La photo nº 2 représente la coupe d'un œil de lapin injecté de carminate de soude depuis 2 heures ; le canal de Schlemm est vide et l'on voit tout autour de lui la zone dans laquelle a diffusé le carminate.

3º) *Dans la cornée* : Nous avons vu que les solutions cristalloïdales diffusent dans toute l'épaisseur de la cornée. Il n'en est pas de même des solutions colloïdales. Le carminate de soude colore intensément l'endothelium ainsi que la membrane de Descemet, mais de là ne pénètre que dans les couches profondes, qu'il teinte légèrement en rose et d'une façon très diffuse. Quelque fois la substance injectée colore la périphérie de la cornée. Dans ce cas elle a diffusé, non pas par la face postérieure, mais par les voies périveineuses du limbe. On observe d'ailleurs ce phénomène d'une façon constante lorsqu'on injecte le liquide sous pression ; la cornée se trouble instantanément de la périphérie vers le centre et devient rose. On peut même parfois observer à ce moment que l'oedème se propage suivant des rayons plus troubles entre des segments plus transparents, le point de départ de ces rayons correspondant probablement à l'émergence des veines ciliaires antérieures. Si l'injection a été faite avec les précautions voulues, la matière colorante reste localisée exclusivement dans le segment antérieur du bulbe. La chambre postérieure n'en renferme que la minime quantité déposée lors du retrait de l'aiguille. Le vitré en est complètement dépourvu. Au niveau des procès ciliaires, le colorant a diffusé entre les fibres du muscle ciliaire, mais le tendon de ce muscle sur la sclérotique constitue une barrière complète à sa diffusion en arrière. Il en résulte que le précipité ne se retrouve ni dans la choroïde ni dans l'espace périchoroïdien.

En dehors du globe oculaire, il est fort difficile de poursuivre les voies suivies par le liquide injecté. Celui-ci suit donc le trajet des veines ciliaires antérieures à travers la scléro-

tique ; puis il diffuse dans l'épisclère et dans la conjonctive bulbaire, se dilue dans la lymphe et ne se retrouve plus par précipitation.

II. Injection d'huile

Dans leur mémoire sur la circulation intraoculaire (40), Nuel et Benoit déclarent que « le procédé idéal d'expérimen-« tation serait certainement de fournir sur le vivant, au cou-« rant normal des liquides intraoculaires, une substance non « irritante et non diffusible, qu'on décèlerait ensuite par la « vue, au besoin au microscope ; il faudrait en outre fournir « cette substance peu à peu et en si petite quantité que les courants normaux des liquides n'en seraient pas altérés. »

Ce desideratum, je crois l'avoir trouvé en employant l'huile.

L'huile d'olive stérilisée, introduite dans la chambre antérieure, s'élimine très lentement sans provoquer aucune réaction inflammatoire. C'est pour ce motif que cette substance me parait préférable à toute autre pour l'étude de la circulation intraoculaire.

Je me propose d'étudier dans ce chapitre les voies par lesquelles ce corps étranger est éliminé de l'œil.

L'introduction de l'huile dans la chambre antérieure demande quelques précautions : la fine aiguille de la seringue de Pravaz chargée d'huile d'olive stérilisée est introduite à 3 mm. du limbe obliquement à travers la sclérotique; passe de là entre l'iris et le cristallin pour apparaître à l'orifice pupillaire ; à ce moment, une très légère pression sur le piston dépose une goutte d'huile dans la chambre antérieure.

Il est indispensable de n'en injecter qu'une minime quantité, pour ne pas modifier la tension intraoculaire et s'écarter ainsi le moins possible des conditions normales.

On retire brusquement l'aiguille et, si la ponction a été pratiquée bien obliquement, pas trace d'humeur aqueuse ne s'échappera. Si l'on veut éviter la présence d'huile le long du trajet de l'aiguille à travers la paroi et la chambre posté-

rieure, on aspirera dans la seringue, d'abord l'humeur aqueuse de l'autre œil en ponctionnant la cornée, puis la goutte d'huile. L'injection dans la chambre antérieure se fera avec les précautions décrites plus haut et l'on poussera le piston jusqu'à la sortie complète de la goutte d'huile par la lumière de l'aiguille.

Si l'opération est pratiquée aseptiquement elle ne sera suivie d'aucun signe inflammatoire. Pas la moindre injection périkératique ne trahira la présence du corps étranger. La goutte d'huile, une fois déposée dans la chambre antérieure, ne se déplace plus; elle reste immobile, suspendue dans l'humeur aqueuse limpide.

Au bout de 10 à 15 jours l'examen à la loupe de Zeiss révèle à la surface de la goutte la présence de plusieurs gouttelettes quasi microscopiques. Plus tard encore, après 3 à 4 semaines, la goutte d'huile a visiblement diminué de volume ; de plus l'humeur aqueuse présente un très léger trouble et les dessins de l'iris ont perdu leur netteté initiale. C'est à ce moment qu'il faut sacrifier l'animal. On éviscère le contenu de l'orbite et le plonge dans la liqueur de Flemming après avoir pratiqué une entaille dans le bulbe.

La fixation dure 8 à 10 jours. Les coupes sont colorées à la safranine — vert lumière, Heidenhain — rouge congo, ou Van Gieson.

L'étude microscopique de ces coupes montre clairement le résultat du travail d'élimination de l'huile de la chambre antérieure à travers les parois du bulbe. En effet, l'oléïne réduit puissamment l'acide osmique contenu dans la liqueur de Flemming et la moindre trace décèle sa présence par la coloration noire de l'osmium.

Analysons successivement les différentes phases du processus :

A. Emulsion de la masse d'huile

C'est le premier point qui doit attirer l'attention : comment la goutte d'huile unique se fragmente-t-elle en de nombreuses gouttelettes ?

Il ne peut pas être question d'une émulsion mécanique du corps gras dans l'humeur aqueuse ambiante. Le liquide de la chambre antérieure peut être considéré pratiquement comme immobile : la circulation est infiniment lente, et la différence entre les densités de l'huile et de l'humeur aqueuse pas assez importante pour que ces liquides soient influencés par les mouvements de l'animal enfermé dans une cage étroite.

L'explication suivante paraît plus rationnelle :

L'humeur aqueuse étant un liquide légèrement alcalin peut, au bout d'un certain temps, attaquer la surface de la goutte en se combinant aux acides gras et en modifier, par conséquent, la tension superficielle en la diminuant. Dès lors, l'huile cherche à s'étendre et produit de petites hernies qui finissent par s'isoler et constituer les gouttelettes en question.

B. Apparition de Phagocytes dans la chambre antérieure

Comme je l'ai dit plus haut, le léger trouble de l'humeur aqueuse n'apparait pas avant 2 à 3 semaines, si bien entendu, l'injection s'est faite aseptiquement.

L'huile, insoluble dans le liquide environnant, en est complètement isolée et ne produit aucune irritation. Mais bientôt commence le processus chimique, engendrant des oléates solubles dans l'eau. Ceux-ci exercent une action chimiotaxique sur les leucocytes qui sont attirés vers la substance étrangère.

Cette réaction étant très lente par suite de la faible alcalinité de l'humeur aqueuse, les produits rendus solubles ne sont fabriqués qu'en minime quantité et pour ce motif, le nombre de leucocytes attirés est très faible. Il n'y a rien de comparable à ce qui se passe quand on injecte dans la chambre antérieure des corps irritants comme l'encre de Chine, le carmin, etc. La présence de l'huile ne provoque donc pas l'apparition de ces véritables abcès qui cherchent à se frayer un passage par des voies pathologiques comme il sera dit plus loin.

Les cellules migratrices sont donc attirées vers les goutte-

lettes huileuses et viennent s'y accoler pour commencer leur travail de phagocytose ; elles en rongent la surface et chargent leur protoplasme d'un grand nombre de particules graisseuses microscopiques, comme le montre la photographie n° 5, Ph.

D'où viennent les phagocytes ?

Cette question me paraît être d'une importance capitale ; en effet, il me semble rationnel d'admettre que ces cellules migratrices arrivent dans la chambre antérieure par les mêmes voies que suit l'humeur aqueuse, la secrétion de ce liquide et la diapédèse des leucocytes étant toutes deux fonctions des capillaires sanguins (*).

Comme l'appel des leucocytes est très faible après les injections d'huile stérilisée, il serait difficile de se prononcer sur la question si l'on ne prenait comme point de comparaison le phénomène beaucoup plus intense que l'on observe à la suite d'injection de corps solides irritants. Connaissant ce qui se passe pour ceux-ci, on retrouve facilement la voie suivie par les cellules migratrices dans les cas d'introduction d'huile dans la chambre antérieure.

Un premier fait à noter, c'est l'absence complète de tout leucocyte dans la chambre postérieure. Ni les corps ciliaires, ni l'epithelium postérieur de l'iris ne participent au travail. Si certaines pièces montrent la présence de cellules migratrices dans la chambre postérieure, c'est qu'à la suite d'une

---

(*) Je ne vois pas la nécessité de donner à l'humeur aqueuse la signification d'un produit de sécrétion cellulaire. L'humeur aqueuse est de la lymphe, mais ayant transsudé dans des conditions spéciales ; en effet, dans toutes les autres parties du corps le serum passe, sous l'influence de la pression intravasculaire dans un milieu où la pression est nulle ; dans l'œil, au contraire, elle transsude dans un milieu fermé, où règne une tension de 25 mm. Hg. Il résulte de là, d'abord que la production du liquide est beaucoup plus faible et plus lente dans le globe oculaire, ensuite que sa composition chimique est différente de celle de la lymphe, les substances colloïdes ne filtrant presque pas dans ces conditions. [Wessely (57) ; Bürgers (11)]. Dès que l'on supprime la pression intraoculaire, par une simple ponction, l'humeur aqueuse néoformée, dite pathologique, a sensiblement la même composition que la lymphe des autres parties du corps.

faute de technique on a déposé une goutte d'huile dans le trajet entre la pupille et le point de sortie de l'aiguille. Cette faute est d'ailleurs impossible à éviter si l'on n'a usé de la précaution indiquée plus haut.

La diapédèse se fait exclusivement à travers la paroi des capillaires de l'iris surtout nombreux dans les couches antérieures. De là, les leucocytes traversent l'endothelium tapissant la face antérieure de l'iris et tombent dans l'humeur aqueuse (*).

Il est possible que la surface de l'iris tout entière livre passage aux cellules migratrices, mais je n'ai observé le fait d'une façon bien nette, qu'au niveau des enfoncements en forme d'entonnoir surtout nombreux à la périphérie de l'iris. Je reprendrai cette question à propos des injections de corps solides.

C. Migration des gouttelettes vers les espaces de Fontana

Tandis que la grosse goutte d'huile reste immobile à l'endroit où on l'a injectée, les gouttelettes émulsionnées se déplacent. Sont-elles mises en mouvement par les phagocytes, comme le sont les corps étrangers que la suppuration expulse par des voies pathologiques ? Non. Le nombre très restreint de leucocytes montre clairement qu'il ne s'agit pas d'un processus inflammatoire de ce genre ; ce n'est pas non plus la différence de densité entre l'huile et son milieu ambiant qui produit le déplacement : en effet, on retrouve fort bien des gouttelettes dans les parties déclives de la chambre antérieure.

La migration des particules d'huile ne peut être due qu'aux mouvements de l'humeur aqueuse, et la voie suivie indiquera la direction du courant.

Cette migration se fait dans trois directions bien nettes

(**) Le rôle de l'iris dans la diapédèse des leucocytes a déjà été établi par Deutschmann en 1878, dans son étude sur la résorbtion d'exsudats pathologiques chez l'homme (12).

et qui se retrouvent toujours : vers la face postérieure de la cornée, vers l'angle iridocornéen et vers le bord de la pupille.

1°) Vers la face postérieure de la cornée :

On retrouve toujours des gouttelettes accolées à l'endothelium, parfois même entre les cellules endothéliales jusqu'à la membrane de Descemet, mais elles ne pénètrent pas plus avant dans la cornée.

Sont-elles retenues mécaniquement par les aspérités de l'endothelium ou bien existe-t-il réellement un courant allant de la chambre antérieure vers la cornée ?

Vu la constance de ce phénomène, pour toutes les substances injectées, je suis tenté d'admettre l'hypothèse d'un faible courant destiné à nourrir les couches profondes de la cornée.

2°) Vers l'angle iridocornéen:

Les gouttelettes y sont entraînées en longeant le plus souvent la face antérieure de l'iris, mais sans jamais y pénétrer ; arrivent au ligament pectiné et, s'insinuant entre les trabécules, parviennent dans l'espace de Fontana ; dans tout ce trajet, elles sont généralement accompagnées de quelques phagocytes accolés à leur surface.

3°) Vers le bord de la pupille:

Une partie importante de l'huile se dirige vers l'orifice pupillaire. Frappé de la constance de ce fait, non seulement pour l'huile, mais encore pour toutes les autres substances injectées, j'ai recherché la raison anatomique de ce phénomène. Le bord de la pupille est formé par l'union des feuillets ectodermique et mésodermique de l'iris ; la limite de ces deux feuillets est marquée par la présence d'un sillon plus ou moins profond. Le fond de ce sillon est perforé d'un certain nombre d'ouvertures ou de stomates allongés dans le sens de la circonférence pupillaire, mais très étroits dans le sens du rayon. C'est pourquoi ces stomates ne sont presque pas visibles dans les coupes perpendiculaires de l'iris. Comme ils sont situés au fond d'une dépression, il est également difficile de les faire apparaître par des imprégnations superficielles

au nitrate d'argent. La phot. nº 3, montre cependant assez bien chez un lapin albinos un de ces stomates entre deux grandes cellules endothéliales A et B (il n'y a qu'une des deux cellules au point dans la photographie). A ces ouvertures font suite des fentes tapissées de cellules endothéliales que l'on peut suivre jusqu'à une certaine profondeur dans le stroma iridien.

Les gouttelettes d'huile sont attirées vers ces stomates et pénètrent par cette voie à l'intérieur de l'iris entre les feuillets ectodermique et mésodermique. Les ouvertures sont assez étroites pour ne livrer passage qu'à des gouttelettes très petites, mais, une fois que celles-ci ont franchi la porte d'entrée, elles confluent et forment des boules graisseuses d'un volume parfois considérable. La photo nº 4 montre une succession de ces boules H, colorées en noir par réduction de l'acide osmique. Ces grosses gouttes distendent les espaces dans lesquels elles se trouvent ; cette distension permet de constater que, en tout cas, aux environs de la pupille, ces espaces sont limités par des éléments cellulaires à noyau aplati, différents des cellules du stroma iridien, et fort semblables aux cellules endothéliales (phot. 5 et 6 En). Dans ces mêmes espaces, se rencontrent des phagocytes chargés de granulations d'huile (phot. 5 Ph.) et ayant émigré de la chambre antérieure dans l'iris par la même voie. Les boules graisseuses et les phagocytes cheminent lentement à travers le stroma iridien en se dirigeant vers la périphérie. Ils arrivent ainsi jusqu'à la base de l'iris en arrière du ligament pectiné, et pénètrent de là dans les espaces de Fontana par les stomates périphériques qui y débouchent. Ici encore on peut voir l'endothelium tapissant les espaces de Fontana se continuer, par les stomates, à l'intérieur de l'iris (phot. nº 7 et 8 End). Ces invaginations de l'endothelium pupillaires et périphériques sont-elles reliées les unes aux autres par des canaux lymphatiques ? Leur direction convergente tendrait à le faire admettre. Je n'ai cependant pas su établir le fait d'une façon positive. Dans le corps même de l'iris, les gouttes d'huile se trouvent tantôt dans la profondeur, tantôt à la surface ; on

distingue bien des noyaux aplatis, mais il est fort difficile de décider s'il s'agit d'éléments endothéliaux ou simplement de cellules du stroma comprimées par la distension. D'autre part, les injections de corps solides dont il sera question plus loin sont encore moins démonstratives à cet égard que les injections d'huile.

Nulle part je n'ai constaté la pénétration de gouttelettes ni de phagocytes par la face antérieure de l'iris, ni par les stomates décrits, chez le lapin, par Nuel et Cornil, ni par les autres points de la surface. Les cryptes de Fuchs si bien visibles chez l'homme n'existent pas chez le lapin ; il faut donc admettre que, tout au moins en ce qui concerne l'huile, la pénétration se fait exclusivement par les stomates pupillaires.

D. Migration à travers la paroi du bulbe

Les gouttelettes émulsionnées sont donc entraînées par la circulation de l'humeur aqueuse vers les espaces de Fontana, les unes en s'insinuant entre les mailles du ligament pectiné, les autres en traversant l'iris dans toute son étendue. Arrivées à cet endroit, elles ne sont plus en état de cheminer plus loin. Elles sont arrêtées dans une impasse, ou plutôt dans une chambre dont les issues sont trop étroites pour les laisser passer, d'autant plus que ces gouttelettes, en se réunissant dans ce cul-de-sac, confluent et prennent des dimensions considérables. (Phot. 7, 8, 9)

Examinons à présent le mécanisme intéressant par lequel ces masses sont éliminées hors du bulbe oculaire : la présence de la goutte d'huile dans l'espace de Fontana provoque une réaction analogue à ce qui se passait dans la chambre antérieure, c'est à dire la formation des sels solubles exerçant une action chimiotaxique sur les cellules migratrices. La base de l'iris est une région très vascularisée par suite des nombreuses ramifications du grand cercle artériel. Les phagocytes sortent des capillaires, émigrent dans l'espace de Fontana en traversant l'endothelium qui tapisse cette cavité et viennent attaquer les boules graisseuses. Quand leur protoplasme est

chargé de microscopiques gouttelettes d'huile, ces cellules lâchent prise et suivent le courant de l'humeur aqueuse, elles contournent le bec formé par le prolongement de la membrane de Descemet (photo 10 Ph.) et s'insinuent entre les travées séparant cette membrane de la paroi du canal de Schlemm. Ces travées tapissées d'un endothelium, délimitent des espaces (photo 11 E. P.) qui s'engagent le long du canal de Schlemm et des veines ciliaires antérieures (photo 11 V. C.) partant de ce canal. Cet espace périveineux se retrouve tout le long du vaisseau jusqu'à sa sortie de la sclérotique. Il est en communication avec de nombreuses ramifications qui s'arborisent entre les fibres sclérales (phot. 12 et 13. Esp. p. v.).

Ces espaces périveineux sont-ils tapissés d'un endothelium ? Il est difficile de l'affirmer d'une façon catégorique, par suite de la densité du tissu ambiant. Cependant à certains endroits, des noyaux aplatis de cellules endothéliales (phot. 13. N. end) se retrouvent autour des gros vaisseaux, et se différencient alors nettement de l'endothelium de la paroi veineuse (*). C'est dans ces espaces que vont s'engager les phagocytes chargés d'huile (phot. 12, Ph.) sans jamais pénétrer à l'intérieur de la veine. Vu le petit nombre de leucocytes engagés à la fois dans l'espace périveineux, les voies d'élimination ne sont pas encombrées et la circulation peut se faire dans des conditions normales. Nous verrons plus loin qu'il n'en est pas de même pour les corps solides injectés dans la chambre antérieure.

Les phagocytes suivent donc, l'un à la suite de l'autre le trajet des veines ciliaires antérieures, bien entendu en dehors de ces veines, sans s'égarer dans les voies latérales qui dé-

(*) Déjà en 1884, E. Fuchs signalait la présence de ces espaces périvasculaires et il est étonnant que l'on n'aie pas, dans la suite, attaché à ce détail anatomique toute l'importance qu'il comporte. Voici le texte de Fuchs : « Bei allen diesen (hintere Kurze Ciliararterien, vordere Ciliar- » arterien und Venen) findet man stets einen freien Raum zwischen » Gefässwand und Sclera, den man als Lymphraum bezeichnen muss. » (Beiträge zur Anatomie des Augapfels. Graefe's Arch. f. Opht. B. XXX, Hf. 4, S. 53).

bouchent dans l'espace principal et franchissent de cette façon la coque sclérale de l'œil.

Les cellules migratrices sont donc en état de sortir du globe oculaire, tandis que les gouttes d'huile sont retenues sur le filtre de l'espace de Fontana. Peut-on dans l'espèce, attribuer à ces leucocytes le rôle actif de s'insinuer à travers les tissus denses de la sclérotique ? Je ne le crois pas, leur rôle actif se borne à ronger le corps étranger jusqu'à saturation de leur pouvoir phagocytaire. Dès lors, ils deviennent inertes et sont entraînés par le courant normal du liquide ambiant. Leur migration est donc un fait purement passif. Ils peuvent s'engager dans l'étroit espace périveineux, d'abord, parce qu'ils sont beaucoup plus petits que les gouttelettes d'huile, ensuite, parce qu'ils sont plus déformables ; en effet, la tension superficielle de celles-ci est très grande, et les oblige à garder une forme plus ou moins sphérique.

Le rôle passif des leucocytes étant établi, on peut conclure, d'abord qu'il existe réellement un courant, ensuite que le trajet suivi indique bien les voies par lesquelles l'humeur aqueuse s'échappe de l'œil. En effet, il ne s'agit ici ni de diffusion comme on observe après les injections de liquides aqueux, ni de formation de voies pathologiques comme le fait a lieu quand on injecte des corps solides. L'élimination d'huile stérilisée, comme il a été dit plus haut, grâce à sa lenteur, n'est accompagnée d'aucun phénomène inflammatoire visible à l'œil nu, et de ce fait, réalise aussi bien que possible, les conditions physiologiques de l'expérimentation.

E. Migration au dehors du bulbe

Les gaines lymphatiques périveineuses se continuent après le passage des vaisseaux à travers la sclérotique ; elles sont même beaucoup plus apparentes, parce que le tissu fibreux qui les entoure est moins dense. La rangée caractéristique de cellules endothéliales se retrouve sur tout leur trajet, délimitant ainsi nettement les parois. Il est difficile d'indiquer exactement où finissent les gaines lymphatiques et où com-

mencent les véritables vaisseaux lymphatiques, car sans aucun doute les derniers procèdent des premières. Quand la paroi endothéliale est immédiatement accolée à la paroi veineuse, je parle de gaine lymphatique périveineuse ; si elle en est séparée par le tissu conjonctif, je considère l'espace comme un vaisseau lymphatique. Il sera question plus loin des vaisseaux lymphatiques dans l'orbite.

Pour comprendre le trajet des voies lymphatiques, je rappellerai en quelques mots la distribution des veines ciliaires antérieures qui, d'ailleurs, est identique chez le lapin et chez l'homme.

Elles se forment dans la partie la plus externe du muscle ciliaire : se dirigent en avant dans le limbe scléro-cornéen jusqu'au dessus du ligament pectiné pour former le canal de Schlemm ; de là traversent obliquement en arrière toute l'épaisseur de la sclérotique.

A leur point d'émergence, ces veines reçoivent le sang des petites veinules du limbe et des veines conjonctivales antérieures ; elles forment un coude et se dirigent en arrière ou elles se mettent souvent en rapport avec l'origine des veines episclérales, traversent le tendon des muscles droits et se jettent dans les veines musculaires et de là dans la veine ophtalmique.

Les voies lymphatiques suivent exactement le trajet de ces veines, comme le montrent clairement les injections d'huile.

Reprenons les phagocytes au moment où ils débouchent hors du canal étroit de la sclérotique. L'espace qui les renferme devient brusquement plus spacieux, par conséquent le courant d'humeur aqueuse, déjà lent, devient presque nul. Il en résulte un amoncellement de ces leucocytes. Ceux-ci ayant perdu toute vitalité se désagrègent et mettent ainsi en liberté les nombreuses gouttelettes d'huile que renferme leur protoplasme. Une fois libres, ces gouttelettes confluent et vont de nouveau constituer de grosses gouttes. Les photographies 14 et 15 montrent les différentes phases de cette reconstruction de boules graisseuses en dehors du bulbe.

Pendant longtemps ce fait m'avait fort intrigué. L'examen d'un très grand nombre de coupes me montrait toujours la présence de ces grosses boules noires en dehors de l'œil, sans qu'il me fût permis de découvrir par quelle voie elles avaient traversé la coque sclérale.

Les moyens employés par la nature pour débarrasser l'œil de ce corps étranger sont si remarquables que je me permettrai de rappeler sommairement les différentes phases du processus.

La goutte d'huile injectée, trop grosse pour être mise en mouvement, est à la longue émulsionnée par voie chimique et les petites gouttelettes de l'émulsion sont entraînées par la circulation de l'humeur aqueuse dans l'espace de Fontana. Là elles sont bloquées devant le filtre scléral dont les pores sont trop étroits pour les laisser passer ; elles confluent et forment ainsi de nouvelles grosses gouttes ; celles-ci sont à leur tour attaquées par l'alcalinité du liquide ambiant et par les phagocytes qui servent de véhicules pour leur faire franchir, à l'état de parcelles microscopiques, le passage difficile à travers la sclérotique. Après quoi les phagocytes meurent, se désagrègent, et la fine émulsion, remise en liberté, va une troisième fois se reconstituer à l'état de grosses gouttes.

Comme je l'ai dit plus haut, les voies lymphatiques suivent les veines ciliaires antérieures ; aussi retrouve-t-on l'huile tout le long du trajet de ces veines. La grande masse est contenue dans la gaine lymphatique entourant le tronc principal, c'est à dire la veine traversant le tendon du muscle droit. Comme le tissu conjonctif est très peu dense à ce niveau, la gaine se laisse distendre énormément par l'accumulation d'huile, ce qui fait apparaître d'autant mieux l'endothelium qui la tapisse. Il semble même qu'à partir du moment où la veine a traversé le muscle, l'espace lymphatique s'isole pour constituer un vaisseau propre. Une petite partie de l'huile quitte la direction de la veine principale et s'engage dans la gaine de la veine épisclérale située sous les muscles (phot. 15, H 1). Enfin quelques gouttelettes suivent les veinules provenant du limbe et de la conjonctive, et se retrouvent à

l'intérieur des vaisseaux lymphatiques de la conjonctive bulbaire comme le montre la photographie 16 L.

Que devient l'huile après avoir pénétré dans ces voies lymphatiques extrabulbaires ? Ici on se heurte à une difficulté très grande, due à la présence du tissu graisseux de l'orbite. Celui-ci se colorant en noir par l'acide osmique, il est impossible de discerner ce qui est huile et ce qui est graisse animale. Les expériences dont il sera question plus loin combleront cette lacune.

J'ai décrit assez longuement les voies que suivait l'huile pour sortir du bulbe oculaire, voies qui sont, sans aucun doute, celles suivies par l'humeur aqueuse. Je crois utile d'ajouter quelques mots pour montrer que toutes les autres voies où peuvent s'engager d'autres corps injectés ne sont plus du domaine de la physiologie.

1°) Jamais on ne retrouve trace d'huile dans la cornée.

Les gouttelettes qui viennent s'accoler à l'endothelium postérieur pénètrent parfois jusqu'à la membrane de Descemet, mais jamais au-delà. Aucune migration n'a lieu, non plus par le limbe sclérocornéen, comme nous le verrons à propos des corps solides.

2°) Jamais je n'ai pu constater la pénétration ni de gouttelettes ni de phagocytes à travers la face antérieure de l'iris, l'huile contenue dans cet organe venant exclusivement des stomates pupillaires ou du ligament pectiné.

3°) Je n'ai jamais retrouvé d'huile dans la chambre postérieure ou dans le vitré que dans des pièces, où par une faute de technique, je l'avais injectée directement dans ces cavités.

4°) L'espace périchoroïdien ne contient non plus jamais d'huile. Tous les phagocytes chargés de cette substance sont arrêtés devant l'insertion du muscle ciliaire.

5°) Les parois veineuses sont absolument imperméables à l'huile. Nulle part la moindre gouttelette ne se retrouve, ni dans le canal de Schlemm, ni dans les autres veines.

6°) Les phagocytes suivent tous l'espace autour des veines ciliaires antérieures ; ils ne s'engagent pas dans les lacunes

plus étroites venant déboucher dans cet espace, ce qui prouve que la lymphe des tissus avoisinants est ramenée vers la gaine, et que l'humeur aqueuse n'est donc pas chargée de nourrir ces parties. Ces phagocytes peuvent s'insinuer entre les fibres du muscle ciliaire, mais il leur est impossible de pénétrer plus en arrière dans l'espace péri-choroïdien, l'insertion du muscle sur la sclérotique constituant une barrière infranchissable, aussi bien d'avant en arrière que d'arrière en avant.

7°) En dehors du bulbe : jamais la substance injectée ne se retrouve, soit dans la cavité de la capsule de Tenon, soit dans l'espace sous conjonctival. Elle est toujours canalisée dans les voies lymphatiques, à parois propres et ne communiquant en aucune façon avec les espaces susdits. Je reviendrai sur ce point dans les conclusions.

III. Injection de corps solides

Ce procédé d'expérimentation a été employé un très grand nombre de fois, notamment avec l'encre de Chine, et a été la source de graves erreurs ; en effet, toutes les substances solides, si fines soient-elles, ont bientôt fait d'obstruer les voies normales de l'écoulement des liquides intraoculaires et créent de la sorte des voies pathologiques, par lesquelles les liquides sous pressoin tâchent de s'échapper.

Avant de songer à employer l'huile, j'ai fait de nombreuses injections de ces corps solides en suspension, à savoir l'encre de Chine, le carmin, l'argent colloïdal et les paillettes d'or.

L'étude de ces pièces est d'ailleurs très utile, à condition de faire la part de la physiologie normale et pathologique. Ce sont les résultats de ces expériences que je me propose d'exposer à présent. Ils concordent d'ailleurs dans les grandes lignes avec ceux obtenus par Brugsch (10) en 1877, par Staderini (46) en 1891, et par Tückermann (49) en 1892. C'est à Brugsch que revient l'idée d'étudier les résultats éloignés des injections intraoculaires. A certains points de vue, mes conclusions sont en divergence avec celles de Nuel et Benoit (40).

Je parlerai d'abord des

Injections d'Encre de Chine qui sont les plus caractéristiques.

La technique de l'injection est la même que pour l'huile, l'introduction de l'aiguille se faisant obliquement à travers la paroi, derrière l'iris pour éviter tout écoulement d'humeur aqueuse. Seulement ici, en retirant l'aiguille, il est impossible de ne pas déposer d'encre tout le long du trajet. C'est un point qu'il importe de ne pas perdre de vue dans l'interprétation ultérieure des coupes.

Examinons d'abord ce qui se passe dans l'œil énucléé une ou deux heures après l'injection.

Les coupes dépigmentées à l'eau de Javel sont colorées légèrement pour ne point masquer l'encre de Chine.

Voici ce que l'on observe :

Il ne s'est déclaré encore aucun symptôme d'inflammation, et les grains ne se sont pas encore agglutinés.

L'encre de Chine a pénétré :

1°) Entre les cellules de l'epithelium postérieur de la cornée jusqu'à la membrane de Descemet, formant ainsi une mosaïque très régulière. Pas un grain ne se retrouve ni dans l'épaisseur de la membrane de Descemet, ni par conséquent dans les couches profondes de la cornée.

2°) A travers l'endothelium dans les couches antérieures de l'iris, et cela d'une façon assez uniforme, mais peu abondante (phot. 17).

3°) Dans l'iris par les stomates pupillaires (phot. 18 st.).

4°) Dans les espaces de Fontana à travers le ligament pectiné.

5°) Dans l'espace entourant le canal de Schlemm et les veines ciliaires antérieures sans toutefois pénétrer profondément dans la sclérotique (phot.19, Esp. p. v.).

L'encre de Chine se retrouve également en petite quantité dans la chambre postérieure, mais il est certain qu'elle y a été introduite lors de l'injection. Ces résultats concordent

parfaitement avec ceux obtenus après les injections d'huile, sauf cependant la pénétration de l'encre de Chine par la face antérieure de l'iris. Comme il a été dit plus haut, je n'ai jamais observé un fait analogue en ce qui concerne l'huile.

On peut conclure de cette première expérience, que l'encre a subi un commencement de travail d'élimination, mais qu'elle n'a pas encore été entraînée jusqu'au dehors du bulbe ; l'espace lymphatique engainant les veines ciliaires antérieures n'est, en effet, injecté que dans la partie voisine du canal de Schlemm. Jusqu'ici les conditions normales n'ont pas été modifiées. Mais cet état dure tout au plus quelques heures. La circulation de l'humeur aqueuse va bientôt être troublée par deux facteurs, à savoir : l'obstruction des espaces périveineux et la diapédèse des leucocytes. D'une part la sortie des liquides devient impossible, d'autre part, l'apport de nouveaux produits augmente de plus en plus. Il en résulte fatalement une forte élévation de la pression dans la chambre antérieure, d'où rupture de l'équilibre entre celle-ci et le reste du bulbe. Les lois de la physique se chargent de rétablir cet équilibre : les deux milieux de pression différente ne sont séparés que par l'iris. Le centre, quoique perforé par la pupille, est soutenu par le cristallin, et résiste. Mais la périphérie, et surtout la base, excavée par les espaces de Fontana, constituent un *locus minoris resistentiae* et c'est par là que la masse sous pression s'échappe dans la chambre postérieure, et dans le vitré. C'est ce que l'on observe toujours lorsque les injections d'encre de Chine ont été faites depuis un certain temps ; quelques heures parfois suffisent chez le lapin. Il paraît que chez d'autres animaux le fait ne se produit pas au bout de ce temps ; c'est probablement parce que chez le lapin, les voies d'élimination de l'humeur aqueuse sont plus étroites et l'iris moins résistant, mais il est certain que tôt ou tard, le même phénomène doit se produire dans les yeux d'autres espèces animales. Ce passage mécanique de l'encre de Chine de la chambre antérieure, dans le vitré, a fait croire à plusieurs auteurs, notamment à Nuel et Benoit, que l'humeur aqueuse chez le lapin présen-

tait le fait exceptionnel de s'écouler par le pôle postérieur de l'œil. C'est une des erreurs auxquelles conduisent les injections de corps solides, erreurs en ce sens que l'on considère comme physiologiques des processus qui ne relèvent que de la pathologie.

Si l'on tient compte de cette remarque, les expériences faites dans ces conditions peuvent néanmoins donner des résultats intéressants :

Observons d'abord ce qui se passe chez le lapin vivant après une injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure.

Dès les premières heures s'installe une forte hyperhémie périkératique, signe d'une vive irritation. Au bout d'un jour, la périphérie de la cornée se trouble ; la tension intraoculaire est augmentée. Après 5 à 6 jours l'œil devient énorme et n'est plus recouvert par les paupières ; la cornée est complètement grise, sauf sa périphérie qui se vascularise et paraît rose ; un ou plusieurs staphylomes intercalaires et ciliaires viennent bosseler le bulbe, et, si on laisse aller les choses, finissent par perforer la paroi. Par l'ouverture s'écoule alors un liquide noir ; l'œil se vide et finit par s'atrophier. Dans un cas, le lapin, d'un coup de griffe s'était fendu l'œil dans toute sa longueur, le cristallin et le vitré gisaient au fond de la cage.

Malgré cet état de glaucome aigu, la tension intraoculaire n'est pas très élevée ; le tonomètre de Schiötz n'a jamais enregistré plus de 50 mm. Hg. (La pression normale est de 20 à 25 mm. Hg.) Cela tient à l'extensibilité de la sclérotique comme le fait a lieu chez l'homme, dans le glaucome infantile (Bouphthalmos).

On comprend que l'examen d'yeux dans cet état ne peut guère donner de résultats bien concluants pour l'étude de la circulation normale de l'humeur aqueuse ; aussi passerai-je assez rapidement en revue les différents phénomènes qui se sont produits dans le bulbe et les moyens employés par la nature pour expulser de cette cavité close la masse de corps étrangers.

Examinons à cet effet, une coupe d'un œil injecté d'encre de Chine depuis 6 jours, en la comparant à celle d'un œil injecté depuis une heure.

Une première différence nous frappe : les grains d'encre ne sont plus libres, mais enfermés dans le corps de phagocytes ou retenus, agglutinés dans un réseau de fibrine.

Dès les premières 24 heures, en effet, la présence du corps étranger produit une diapédèse très active. Les vaisseaux iridiens sont pléthoriques ; les capillaires, très abondants dans les couches antérieures de l'iris, sont engorgés. De nombreux leucocytes émigrent à travers leur paroi (phot. 20 D.) et tombent dans la chambre antérieure en traversant l'endothelium de l'iris. On observe ce phénomène avec le plus de netteté au niveau des espèces d'entonnoirs qui siègent de préférence à la périphérie.

La photographie 21 représente une de ces dépressions en entonnoir, E, dans laquelle s'engage l'endothelium (End). Outre les cellules migratrices, on remarque la présence de vésicules claires qui semblent aussi s'échapper de cet entonnoir. S'agit-il de productions artificielles dues à la fixation, ou bien sont-ce des vésicules d'humeur aqueuse normale qui vient d'être sécrétée et ne s'est pas encore mêlée au liquide pathologique renfermant de la fibrine et de l'albumine, et qui est coloré en gris dans la photographie ?

J'opine plutôt vers la seconde hypothèse ; la fixation de la pièce au liquide de Bouin paraît bonne et ne montre nulle part ailleurs de pareilles vésicules. Je suis donc fort tenté de les considérer comme formées par de l'humeur aqueuse transsudant à travers la surface antérieure de l'iris.

Les phagocytes de la chambre antérieure proviennent donc des capillaires de l'iris. Dans la chambre postérieure on retrouve aussi des leucocytes ; mais ceux-ci ont émigré à travers l'epithelium pigmenté de la partie antérieure des corps ciliaires et viennent à la rencontre des grains d'encre que l'on a déposés en cet endroit en retirant l'aiguille à injection. Si l'on admet que la migration des leucocytes indique la voie

suivie par l'humeur aqueuse, ces expériences prouveraient que le liquide de la chambre antérieure provient de la face antérieure de l'iris, tandis que celui de la chambre postérieure est sécrété par la partie antérieure des corps ciliaires. Un obstacle vient d'ailleurs fermer toute communication entre les deux chambres, l'inflammation de l'iris produisant une séclusion complète de la pupille. Les phagocytes se chargent abondamment de granulations d'encre et suivent à l'intérieur de l'œil les mêmes voies que suivaient les gouttelettes d'huile, les uns se dirigeant vers le ligament pectiné, les autres pénétrant dans l'iris par les stomates pupillaires, mais la rapide obstruction des espaces lymphatiques efférents empêche ces corps étrangers de poursuivre leur route en dehors du bulbe, et c'est ainsi que se forment de nouvelles voies d'élimination que nous allons passer en revue.

1° *Le vitré.* — Tout d'abord, comme il a été dit, une partie de la masse liquide, chargée de leucocytes, sous la tension de la chambre antérieure, traverse la base de l'iris, les corps ciliaires, et envahit le vitré en fusant principalement le long de la face postérieure du cristallin. Au pôle postérieur de celui-ci, elle traverse tout le vitré, pénètre au niveau de la pupille, par les larges espaces lymphatiques entourant les veines, et sort du nerf optique en même temps que les vaisseaux (phot. 27).

2° *Le limbe scléro-cornéen autour des veines ciliaires antérieures.* — Une autre partie cherche une issue par les voies normales, c'est à dire, les gaines autour des veines ciliaires antérieures. Mais elles sont obstruées dès les premières heures par les grains d'encre de Chine avant même que ceux-ci soient phagocytés. Les leucocytes envahissent alors les lacunes venant déboucher dans l'espace collecteur, en injectant de la sorte la paroi du bulbe, c'est à dire la cornée et la sclérotique.

3° *La cornée.* — L'injection de la cornée est assez caractéristique et mérite un moment d'attention (phot. 22) : en effet, les particules d'encre y suivent une route diamétralement opposée à celle qui les mène hors du bulbe. Voici

l'explication de ce phénomène : en étant dévoyés de leur route, les grains errent dans l'épaisseur de la paroi, les uns rencontrent des voies qui les mènent hors du bulbe, vers la conjonctive et l'episclère, d'autres tombent dans les fentes lymphatiques naissant dans le limbe, au voisinage des artères ciliaires et accompagnant les branches nerveuses ; ces fentes contiennent la lymphe destinée à nourrir la cornée et les grains sont entraînés par le courant et en injectent toute la périphérie. Ils se disposent, en effet, suivant des traînées assez régulières, c'est à dire entre les fibres cornéennes et peuvent s'avancer très loin sans toutefois jamais dépasser le centre.

On remarque dans la photographie 22 une traînée noire A, beaucoup plus dense, perpendiculaire à la surface ; cette traînée est constante et indique qu'à ce niveau, c'est à dire un peu en dedans du limbe, il existe un système de lacunes plus lâches où l'encre peut s'accumuler.

Un dernier point à observer, c'est que, dans ces circonstances, l'encre de Chine ne se retrouve jamais dans les couches les plus profondes de la cornée. Ce fait tendrait à prouver l'hypothèse qui a d'ailleurs été émise par Ulrich (52), que les couches attenant à la membrane de Descemet seraient nourries par la diffusion de l'humeur aqueuse.

4º *La Sclérotique.* — En arrière du limbe, la sclérotique ne s'injecte pas très loin, l'encre regagne assez rapidement les couches superficielles pour pénétrer dans l'épisclère et en avant dans

5º *La conjonctive bulbaire.* — Celle-ci est fortement injectée jusqu'au cul-du-sac, et même parfois au-delà, au niveau de la conjonctive palpébrale.

6º *L'espace péri-choroïdien.* — Nous avons vu à propos de l'huile, que l'insertion du muscle ciliaire constitue une séparation nette entre les lacunes des espaces de Fontana et l'espace péri-choroïdien. Cette insertion constitue la ligne de faîte entre le bassin des veines ciliaires antérieures et celui des veines vorticineuses.

Mais sous l'envahissement des leucocytes cette barrière est bientôt franchie et l'encre de Chine pénètre dans l'espace périchoroïdien et de là sort du bulbe en passant par la gaine lymphatique autour des veines vorticineuses.

Il est inutile, me semble-t-il, d'insister sur la nature pathologique de toutes ces voies d'élimination. Celles-ci n'ont rien à voir avec la circulation des liquides dans un œil normal.

Un fait, cependant, est important à noter : c'est que même dans l'envahissement quasi général du bulbe par la matière injectée, jamais un grain d'encre de Chine ne pénètre à l'intérieur des veines. Celles-ci constituent donc, dans l'œil, un système complètement fermé et absolument indépendant du système lymphatique.

J'ai fait également une série d'injections de *carminate de plomb*, c'est à dire le précipité que l'on obtient en traitant une solution aqueuse de carmin par un sel de plomb. Ce précipité insoluble dans tous les réactifs employés dans la technique microscopique, se prête fort bien à ce genre d'expériences. Il n'a cependant pas la valeur de l'encre de Chine parce que les grains dont il est formé sont infiniment plus gros que les particules ultramicroscopiques de l'encre de Chine. Néanmoins, les résultats obtenus à l'aide de ces deux produits sont sensiblement les mêmes.

Cependant le carmin provoque des réactions encore beaucoup plus tumultueuses, et, généralement, l'œil crève au bout de 5 à 6 jours.

La photographie 23 montre l'énorme ectasie des voies lymphatiques du limbe après une injection de carmin datant de 3 jours. L'oedème par stase est si considérable que l'épaisseur de la cornée a triplé.

L'argent colloïdal, en injection discrète, donne au point de vue de l'élimination, des résultats analogues à ceux des substances précédentes ; mais il provoque très tôt l'apparition d'un exsudat fibrineux qui l'agglutine dans ses mailles. Les phénomènes glaucomateux sont beaucoup moins intenses avec ce produit.

Enfin, comme dernier corps solide, j'ai employé l'*or*.

Une feuille d'or à dorer est pulvérisée dans un mortier, et les paillettes que l'on obtient ainsi sont suspendues dans une solution de chlorure de sodium à 1/2 0/0. On injecte quelques gouttes de ce liquide ainsi préparé dans la chambre antérieure, en usant des précautions habituelles pour ne pas laisser échapper l'humeur aqueuse. Ces expériences étaient faites, non pas dans le but de rechercher par quelles voies l'or s'éliminerait de l'œil, mais pour me rendre compte des mouvements de l'humeur aqueuse. Ce procédé a été imaginé par Leber (*) qui est arrivé au résultat suivant : les paillettes d'or décrivent pendant 3/4 d'heure des cercles dans la chambre antérieure après quoi elles se déposent contre la face antérieure de l'iris et y pénètrent. J'avoue ne pas avoir été aussi heureux que Leber dans mes expériences ; les paillettes restaient immobiles là où je les avais injectées, sans même obéir aux lois de la pesanteur. Elles ne se déplaçaient que si l'humeur aqueuse s'était en partie écoulée. Après plusieurs jours cependant on pouvait constater à la loupe que l'or était accolé à l'iris aux environs de la pupille. Chez un des lapins les paillettes brillantes sont restées incrustées dans l'iris pendant 3 mois, après quoi l'animal a servi à d'autres expériences.

IV. Ligature des vaisseaux lymphatiques

Les expériences précédentes ont montré par quelles voies les substances injectées quittent le bulbe oculaire et pénètrent dans les tissus environnants.

Il me reste à étudier ce que deviennent ces substances dans l'orbite et au-delà.

Prenons d'abord le cas des corps solides : il est le plus simple : l'encre de Chine, par exemple, envahit toutes les

---

(*) Leber. Ueber die Ernährungsverhältnisse des Auges. Vortrag. G. intern. opht. Congr. in Utrecht, 1899.

parties mentionnées plus haut, se perd dans les lacunes sans issue et ne quitte pas l'orbite.

Des coupes de rein, de rate et de foie ne décèlent d'ailleurs pas la présence des grains d'encre, ce qui prouve que ceux-ci n'ont pas été lancés dans la circulation générale.

L'huile, comme il a été dit, ne se distingue pas de l'abondante graisse orbitaire et ne peut non plus pas donner de renseignements précis.

Les solutions aqueuses, en cours de route, se diluent trop pour qu'il soit possible de les suivre assez loin. Elles sont évidemment reprises par la circulation générale ; le chlorure de nickel, par exemple, au bout d'une heure, se retrouve dans l'urine. Pour arriver à une certitude absolue j'ai eu recours à d'autres moyens.

Toutes mes recherches ont concouru à démontrer dans l'œil l'existence d'un système lymphatique indépendant du système veineux. L'expérience suivante, non seulement ajoute une nouvelle preuve à ce fait, mais démontre que ce système lymphatique reste indépendant des veines, même en dehors de l'orbite, et va se déverser dans le tronc lymphatique jugulaire.

Voici en quoi consiste cette expérience : il s'agit de jeter une ligature sur les vaisseaux lymphatiques du cou. Le procédé que j'ai suivi est celui qui m'a été enseigné par feu le prof. R. Boddaert : ce sont d'ailleurs ses belles recherches sur les lymphatiques qui m'ont donné l'idée d'étendre cette étude à l'œil.

Le procédé, décrit en détail dans un travail de Boddaert (*), se résume comme suit : le lapin fixé sur le dos à la table d'opération reçoit au préalable sous la peau du ventre 2-3 cm^3. d'une solution de fluorescéine (1 gr. fluor. 15 gr. d'une solution aqueuse de soude à 2 0/0).

(*) R. BODDAERT. Application de l'injection sous cutanée de fluorescéine à l'étude du système lymphatique. Annales de la Société de Médecine de Gand, 1896.

La matière colorante pénètre dans la circulation générale et après une demi heure environ donne aux vaisseaux lymphatiques une teinte jaune verdâtre. A ce moment, on pratique sur la ligne médiane une incision allant du cartilage thyroïde au sternum, la tête de l'animal étant fortement ramenée en arrière. On recherche d'abord le lymphatique superficiel satellite de la veine jugulaire externe. Par une dissection délicate on parvient à l'isoler de la veine et on le lie à l'aide d'un fil de soie. Cette première ligature est nécessaire parce que, ce lymphatique superficiel, comme l'a démontré Boddaert, est souvent relié par une anastomose importante au lymphatique profond. (Voir la figure à la page 493 du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1904, nº 8.) Ce dernier est satellite de la jugulaire interne. C'est un gros vaisseau dont la belle coloration verte tranche nettement sur la teinte foncée de la veine. Une ligature est jetée sur le lymphatique ; en amont, le vaisseau s'ectasie légèrement tandis qu'en aval il s'affaisse et devient invisible. Il faut contrôler ce point pour s'assurer si l'oblitération est complète.

Ces ligatures ne sont faites que d'un côté. On referme la plaie et on détache l'animal.

Observons, à présent, ce qui se passe dans les yeux, une heure après l'opération : des deux côtés l'humeur aqueuse est colorée en vert par la fluorescéine, mais la coloration est beaucoup plus forte dans l'œil correspondant au côté des ligatures.

Après 6 ou 8 heures, l'œil du côté normal a repris sa teinte habituelle, tandis que l'humeur aqueuse de l'autre est encore nettement verte, puis peu à peu se décolore à son tour.

Si à ce moment on fait une nouvelle injection hypodermique de fluorescéine, l'expérience est encore plus intéressante : après 10 à 20 minutes, du côté normal, la colonne d'Ehrlich se forme dans les conditions habituelles. De l'autre, on observe avec la plus grande netteté le phénomène décrit par C. Hamburger (23) et qui lui fait considérer l'iris comme un « Ventilverschluss ».

Au bord de la pupille, le plus souvent en haut, apparaît un point vert bien limité ; ce point grandit, puis assez brusquement se délaie dans l'humeur aqueuse ; après quelques minutes apparaît un second point, puis un troisième et on observe la répétition de ce phénomène jusqu'à ce que la coloration de plus en plus dense de l'humeur aqueuse ait masqué la pupille et l'iris.

L'œil normal, pendant ce temps, se colore beaucoup plus faiblement. Après quelques heures, ce dernier est entièrement décoloré tandis que le premier accuse encore nettement la présence de la fluorescéine. Après 24 heures, l'expérience peut encore réussir et le même phénomène se reproduit. Après 2 ou 3 jours, elle a perdu son caractère de netteté et ne frappe plus l'observateur non prévenu.

Cette expérience me paraît si concluante qu'elle peut se passer de beaucoup de commentaires. La ligature des lymphatiques du cou a produit une stase dont les effets peuvent être suivis dans l'œil pas à pas. Du côté opéré, la fluorescéine semble pénétrer avec plus de difficulté dans la chambre antérieure comme le montre les décharges brusques. Je n'attache cependant pas beaucoup d'importance à ce point attendu que Hamburger l'a constaté dans les yeux normaux. Mais le fait capital à noter, c'est l'accumulation de matière colorante dans l'humeur aqueuse qui montre si clairement l'entrave à l'élimination. Le tonomètre de Schiötz ne décèle cependant aucune augmentation de tension intraoculaire, comme on est tenté de le croire. Ce résultat négatif tient d'abord à ce que l'appareil n'est pas sensible à de très faibles variations de tension, ensuite au fait que la pression du poids du tonomètre sur la cornée expulse une minime quantité de liquide qui suffit à faire baisser la tension. Je ne doute pas que des appareils de haute précision, comme ceux de Leber, Schultèn ou Höltzke-Rindfleisch n'enregistrent dans l'œil du côté opéré une pression relativement supérieure à celle de l'œil normal.

La stase que l'on a produite en liant des lymphatiques du cou n'est ni complète ni définitive : en effet, après quelques

heures, l'œil s'est débarassé de la fluorescéine ; donc les voies d'élimination n'ont pas été complètement obstruées ; ensuite, après quelques jours, la colonne d'Ehrlich apparaît de la même façon dans les deux yeux, donc la stase n'est pas définitive. Je ne crois pas que cette objection puisse ébranler l'hypothèse que les vaisseaux lymphatiques sont les seules voies par lesquelles s'élimine l'humeur aqueuse.

D'abord en jetant une ligature sur le lymphatique superficiel et le profond, on est tout au plus en droit de conclure à l'oblitération des principaux vaisseaux de cet ordre. Mais il est certain qu'il existe, dans le système complexe des lymphatiques, des anastomoses et des voies détournées qui peuvent livrer passage à la lymphe. A la suite de l'oblitération des canaux principaux, ces voies accessoires prennent plus d'ampleur et suppléent rapidement aux vaisseaux rendus imperméables. Je n'ai pas fait la démonstration anatomique de ce point, mais il ne serait pas très difficile de poursuivre les recherches dans ce sens.

L'expérience de la ligature des lymphatiques du cou a été faite 5 fois ; 3 cas ont évolué exactement de la façon décrite plus haut. Les deux autres cas ont été moins démonstratifs. La coloration verte de la fluorescéine persistait, il est vrai, plus longtemps dans l'œil correspondant au côté des ligatures, mais la pénétration de la substance colorante dans la chambre antérieure ne se faisait pas par secousses et la saturation était moins forte que dans les autres cas. De plus, dès le lendemain, après l'injection hypodermique de fluorescéine, la colonne d'Ehrlich apparaissait de la même façon dans les deux yeux. J'attribue ce demi échec à l'existence probable dans ces deux cas de vaisseaux lymphatiques collatéraux se détachant des troncs principaux en amont des ligatures.

Une expérience complémentaire de la précédente consiste à lier les veines jugulaires interne et externe, en respectant les lymphatiques. Pour cela, il est indispensable de colorer au préalable le système lymphatique par l'injection de fluorescéine afin de pouvoir isoler complètement les veines et de ne comprendre qu'elles dans la ligature. Le résultat de cette

expérience est le suivant : l'oblitération de ces vaisseaux provoque une stase veineuse qui se répercute jusqu'à l'œil du côté correspondant, celui-ci fait légèrement saillie et ses veines ciliaires sont plus distendues que de l'autre côté. La fluorescéine pénètre dans la chambre antérieure un peu plus tard que dans l'œil normal, mais colore les deux yeux avec la même intensité. Après 5 ou 6 heures, cependant, l'humeur aqueuse de l'œil normal est redevenu limpide, tandis que du côté des ligatures elle garde encore une coloration verte.

Ce résultat n'infirme en aucune façon celui de la première expérience ; l'obstacle qu'on a mis à la circulation de retour a provoqué une distension des veines du globe oculaire, entre autres des ciliaires antérieures. Il en résulte un effacement des espaces périveineux, de là, une légère stase lymphatique.

A. Vaisseaux lymphatiques de l'orbite

Par la ligature des lymphatiques du cou, on démontre donc que le système lymphatique de l'œil se déverse dans ces troncs; mais la démonstration ne serait pas complète si l'on ne montrait l'existence de vrais vaisseaux lymphatiques dans l'orbite, fait qui a toujours été nié.

Les injections se prêtant fort mal à cette recherche, j'ai eu recours à un autre moyen : la méthode du professeur O. Vander Stricht. Cette méthode consiste à fixer sur place les organes, de manière à ne pas en laisser échapper les liquides nutritifs qui les imprègnent, et qui s'écoulent fatalement quand on a enlevé la pièce à étudier avant la fixation. Cette méthode, qui a donné d'excellents résultats à son inventeur dans l'étude des lymphatiques de l'ovaire, m'a également parfaitement réussi.

Voici comment j'ai procédé, de jeunes lapins âgés de 2, 3 mois sont suspendus pendant quelques minutes la tête en bas, puis étranglés à l'aide d'une corde serrée à fond ; on sépare la tête en conservant la ligature et on la plonge dans une grande quantité de liquide fixateur. J'ai employé à cet

effet les liquides de Bouin, de Perenyi, de Zenker, de Müller et l'acide trichloracétique à 5 0/0. Le liquide de Müller m'a donné les meilleurs résultats.

Dès que la pièce est fixée, on énuclée le contenu de l'orbite, que l'on traite par les méthodes habituelles, en l'enrobant dans la celloïdine. Dans ces conditions tous les liquides nourriciers ont été fixés sur place : les veines et les artères de l'orbite sont bourrées de globules sanguins ; les moindres capillaires se reconnaissent par la présence d'éléments figurés du sang. A côté de ces vaisseaux sanguins, on aperçoit de la façon la plus évidente, des vaisseaux lymphatiques, distendus par la lymphe, et limités par leur endothelium caractéristique, comme on peut en juger par la photographie 25. Celle-ci représente deux vaisseaux lymphatiques satellites d'une artère et d'une veine ciliaires antérieures, l'un coupé longitudinalement, l'autre plus ou moins transversalement.

Un point intéressant à noter, c'est que, même par ce procédé, les vaisseaux intraoculaires sont parfois exsangues dans les préparations. Je pense que ce fait est dû à la fixation, qui contracte légèrement le bulbe et expulse ainsi le sang des vaisseaux.

La stase oculaire produite par la ligature des lymphatiques jugulaires rendait l'existence des vaisseaux lymphatiques orbitaires très probable ; la démonstration anatomique du fait en donne la certitude absolue.

B. Circulation lymphatique postérieure

Les expériences précédentes ont montré que chez le lapin, les substances injectées dans la chambre antérieure s'éliminent exclusivement par le segment antérieur de l'œil, à condition, bien entendu, que des processus pathologiques ne modifient pas la pression dans ce segment et ne rompent pas ainsi l'équilibre de tension entre la chambre antérieure et le reste du bulbe. Les expériences qui vont suivre prouvent que les substances introduites dans le vitré sortent du globe oculaire exclusivement par les voies postérieures. Les deux

circulations lymphatiques antérieure et postérieure, sont indépendantes l'une de l'autre. L'injection dans le vitré doit se pratiquer suivant certaines règles : d'abord il est nécessaire de faire la ponction derrière l'équateur du bulbe. Chez le lapin, le segment antérieur est très grand : le cristallin volumineux et la zonule de Zinn a des attaches fort en arrière du limbe scléro-cornéen. Or, si l'on ponctionne trop près de la région ciliaire, la substance injectée fuse le long des fibres de la zonule dans la chambre postérieure et de là dans la chambre antérieure, et les résultats sont faussés. Il faut ensuite introduire l'aiguille obliquement à travers la paroi pour empêcher autant que possible le reflux par l'ouverture de ponction de la masse injectée. Il faut, enfin, n'injecter qu'une très petite quantité de la substance. Il n'est d'ailleurs pas possible de faire une injection abondante : le corps vitré est un tissu remplissant complètement sa cavité et se laissant mal comprimer.

Les matières injectées ont été les mêmes que celles employées précédemment. Je passerai rapidement en revue les résultats que m'ont donnés ces expériences.

A. — Les solutions aqueuses cristalloïdales se comportent de la même façon que dans la chambre antérieure : la substance s'infiltre dans les mailles du corps vitré qu'elle envahit complètement. En avant, le liquide passe, mais en minime quantité à travers la zonule et se retrouve dans la chambre postérieure entre les plis des procès ciliaires, également à l'intérieur de ceux-ci, surtout dans leur partie postérieure. La rétine est injectée dans toute son épaisseur. De là la substance infiltre la choroïde, envahit l'espace périchoroïdien, pénètre dans les veines choroïdiennes et vorticineuses. La majeure partie s'élimine enfin par la papille et se retrouve aussi bien à l'intérieur des veines que dans les espaces périveineux. Il s'agit là donc de phénomènes de diffusion qui n'intéressent pas la physiologie.

B. — Les solutions colloïdales, notamment le carminate de soude, donnent des résultats beaucoup plus caractéristiques : l'élimination de la matière colorante se fait ici exclusivement

par les espaces lymphatiques entourant la veine centrale de la rétine, dans le nerf optique (phot. 26). La zonule de Zinn constitue une barrière complète à la propagation des liquides en avant. La partie postérieure des corps ciliaires est peu ou pas injectée. La limitante interne de la rétine est vivement colorée par le carminate ; celui-ci entoure également d'une gaine rose les vaisseaux rétiniens. De là, la coloration se propage le long des fibres de Müller jusqu'à la granuleuse externe exclusivement.

La choroïde, l'espace périchoroïdien et les veines vorticineuses n'en décèlent pas trace.

Dans le nerf optique, l'injection se répand dans toutes les lacunes lymphatiques débouchant dans le large espace périveineux et fait apparaître ainsi le riche réseau servant à la nutrition du nerf (phot. 26). Le réseau est injecté jusqu'au point où la veine centrale sort du nerf optique. A ce moment, la matière colorante suit la veine et diffuse d'une façon peu nette dans les gaines du nerf. Elle ne pénètre jamais à l'intérieur du vaisseau.

Il est fort probable que les voies d'élimination suivies par ces solutions colloïdales sont celles de la lymphe qui nourrit le corps vitré : tout au plus peut-on mettre en doute le rôle de cette lymphe dans la nutrition des couches internes de la rétine. Mais le fait important à constater, c'est l'absence de toute communication des espaces lymphatiques du vitré avec la chambre postérieure et avec l'espace péri-choroïdien.

C. — L'élimination de l'huile d'olive introduite dans le vitré se fait encore beaucoup plus lentement que dans la chambre antérieure. En sacrifiant l'animal un mois après l'injection d'une grosse goutte, on retrouve la quantité d'huile réduite d'une façon inappréciable. Le processus d'élimination est d'ailleurs identique à celui décrit plus haut à propos des injections antérieures. La surface de la goutte d'huile est d'abord émulsionnée. Mais ici les petites gouttelettes ne semblent pas se déplacer; elles ne paraissent subir l'influence d'aucun courant. En même temps que l'émulsion apparaît le phénomène de diapédèse. Les globules blancs

provenant des vaisseaux ciliaires émigrent à travers l'epithelium, tapissant les procès ciliaires, mais seulement dans leur partie postérieure immédiatement en contact avec le vitré. Cette diapédèse est d'ailleurs très peu active. Les leucocytes sont attirés vers les gouttelettes émulsionnées et cheminent à travers le tissu du corps vitré. Un certain nombre longent la cristalloïde jusqu'au pôle postérieur du cristallin et, de là, s'engagent à travers l'intérieur du vitré. Cette voie de prédilection suivie par les cellules migratrices semblerait prouver l'existence d'un espace rétrocristallinien communiquant avec le canal de Cloquet. Cette hypothèse qui a été souvent émise est cependant rejetée par la plupart des auteurs. Le fait est que dans les préparations microscopiques on ne peut soupçonner l'existence d'un espace rétrocristallinien que par la présence de leucocytes. Il en est de même du canal hyaloïdien. Histologiquement, ce canal ne différencie en rien du reste du corps vitré seulement les cellules migratrices étant surtout nombreuses au centre du vitré entre le pôle postérieur du cristallin et la papille, on peut supposer qu'à cet endroit le vitré est moins dense et, de là, à déduire l'existence d'une voie lymphatique centrale, il n'y a qu'un pas.

N'ayant pas étudié ce point avec l'attention qu'il mérite, je reconnais que cette hypothèse tombe devant les arguments exposés tout récemment par Mawas et Magitot dans leur étude sur le développement du corps vitré chez l'homme (36).

Les phagocytes attaquent donc l'huile émulsionnée et chargent leur protoplasme de nombreuses gouttelettes microscopiques ; puis cheminent vers la papille où ils pénètrent dans les espaces périveineux et quittent de cette façon le bulbe.

C'est la seule voie d'élimination de l'huile. Celle-ci ne se retrouve ni dans le segment antérieur de l'œil, ni dans la rétine, ni dans la choroïde, ni dans l'espace périchoroïdien ; à plus forte raison à l'intérieur d'aucun vaisseau.

D. — Nous avons vu précédemment que l'introduction

d'encre de Chine dans la chambre antérieure est suivie de phénomènes irritatifs intenses et de glaucome. Par contre, l'injection de cette même substance dans le corps vitré produit après quelques jours des signes de phtisie bulbaire sans symptômes inflammatoires dans le segment antérieur. L'œil devient hypotone et diminue assez rapidement de volume. Cette baisse de tension intraoculaire est due à la fluidité qu'a prise le vitré à la suite de l'injection d'encre. Si l'encre de Chine pour des raisons mécaniques, passe de la chambre antérieure dans le vitré, par contre, injectée dans le vitré, elle ne pénètre jamais dans le segment antérieur de l'œil, à condition que la ponction ait été faite suffisamment en arrière du bulbe et que l'injection n'ait pas été trop abondante.

Dans leurs expériences, Nuel et Benoit (40) injectent l'encre de Chine tout à fait en avant du vitré, à la face postérieure du cristallin. La substance injectée est reprise de cette façon par la circulation antérieure et par la circulation postérieure ; et dans ces conditions s'élimine par les voies de l'humeur aqueuse aussi bien que par les espaces lymphatiques du nerf optique.

L'examen de coupes microscopiques d'yeux injectés depuis 6, 8 jours nous montre ce qui suit : la masse d'encre introduite est encore localisée en un point du vitré, mais cependant un fin réseau noir remplit toute la cavité.

Parmi ces grains libres se trouve un grand nombre de phagocytes chargés d'encre. Ces phagocytes proviennent de la partie postérieure des corps ciliaires jusqu'à l'*ora serrata*. La partie antérieure des procès ciliaires ne participe en aucune manière au travail de diapédèse. Les grains libres et les leucocytes cheminent vers la papille et envahissent les lacunes lymphatiques qui s'arborisent dans le nerf optique. La masse principale entoure la veine et quitte avec elle le nerf (phot. 27). Il est très probable que ces lacunes lymphatiques communiquent avec des vaisseaux lymphatiques accompagnant la veine centrale de la rétine, et que les substances injectées dans le vitré sont reprises par ces lymphatiques ; cependant mes préparations ne démontrent pas clairement ce point.

En dehors du nerf optique l'encre de Chine se retrouve encore à certains endroits dans la rétine, comme le fait a lieu pour le carminate de soude: De fines traînées de grains noirs suivent le trajet des fibres de Müller et pénètrent dans la rétine jusqu'à la granuleuse interne. Cette imprégnation n'est pas généralisée à toute la rétine, mais, d'autre part, se reproduit d'une façon assez constante.

L'encre se retrouve évidemment aussi le long du trajet fistuleux de l'aiguille qu'il est impossible d'éviter par suite du reflux du liquide sous pression. Je reviendrai tantôt sur ce point.

Toutes les autres parties de l'œil restent indemnes, notamment l'espace péri-choroïdien. Dans plusieurs cas, l'injection s'était répandue dans le segment antérieur de l'œil mais l'analyse microscopique démontrait que le liquide avait fusé en avant au moment de l'injection et n'y avait pas été amené par un courant physiologique.

Si la ponction se fait trop en avant, l'encre peut envahir la chambre antérieure même si elle a été injectée en plein vitré, l'aiguille étant poussée profondément ; dans ce cas, les grains d'encre s'infiltrent le long du trajet de l'aiguille, envahissant les corps ciliaires et pénètrent dans l'humeur aqueuse par l'angle iridocornéen, sans passer par la chambre postérieure.

L'injection dans le vitré de substances de diverse nature montre donc, que, chez le lapin, les lacunes lymphatiques du nerf optique, constituent dans tous les cas les voies principales d'élimination. L'absorbtion par la rétine est douteuse ; quant à l'écoulement dans la chambre antérieure et dans l'espace périchoroïdien, il n'existe sûrement pas.

L'espace périchoroïdien a toujours été considéré depuis les travaux de Schwalbe (43) en 1870 et de v. Michel (37) en 1872, comme étant en communication directe par les gaines périvorticineuses avec l'espace de Tenon.

Cette assertion a été combattue d'abord par Birnbacher et Czermak (4) en 1886, ensuite par Langer (29) en 1890, ce

dernier auteur admettant que les gaines périvorticineuses se terminent en cul-de-sac autour des veines.

Si l'on examine les coupes passant par le point d'entrée de l'aiguille à travers la paroi, on remarque qu'une petite quantité de la masse injectée a passé entre la sclérotique et la choroïde, dans l'espace tapissé d'ailleurs d'un endothelium très visible. On retrouve la substance traversant la sclérotique autour de la veine vorticineuse, dans la gaine également tapissée d'un endothelium, enfin en dehors du bulbe, toujours accolée à la veine. Je n'ai jamais retrouvé dans l'espace de Tenon la matière injectée. Ce fait me permet de supposer que les gaines périvorticineuses ne débouchent pas dans la cavité de Tenon, mais se raccordent à un système de vaisseaux lymphatiques accompagnant la veine ophtalmique. La phot. 28 montre des gouttelettes d'huile injectées dans l'espace sous choroïdien et se retrouvant dans la gaine périvorticineuse. Dans les préparations, on suit fort bien leur trajet jusqu'à la surface de la sclérotique, mais arrivées là, elles se perdent dans la masse du tissu adipeux de l'orbite.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les expériences que je viens de décrire prouvent que toutes les substances introduites dans le globe oculaire sont éliminées de celui-ci plus ou moins rapidement. Le mode d'élimination et les voies suivies varient d'après la nature de la substance employée.

Passons rapidement en revue les résultats obtenus :

1° *Solutions cristalloïdales. — a)* Injectées dans la chambre antérieure : ces solutions diffusent dans tous les tissus avec lesquelles elles entrent en contact, la cornée, l'iris, les corps ciliaires, les artères et les veines du tractus uvéal, parmi lesquelles le canal de Schlemm et les veines ciliaires antérieures, ainsi que la sclérotique. Elles pénètrent également en petite quantité dans la chambre postérieure, dans le vitré, la rétine, la choroïde et l'espace périchoroïdien, les veines vorticineuses et le nerf optique.

b) Injectées dans le vitré, elles s'éliminent surtout par les gaines lymphatiques et les vaisseaux du nerf optique ; elles diffusent cependant dans la rétine, la choroïde et l'espace péri-choroïdien ; traversent la zonule de Zinn et pénètrent ainsi dans les chambres postérieure et antérieure.

L'envahissement quasi général de tous les tissus montre clairement que la diffusion du liquide ne répond à aucune voie d'élimination naturelle.

2° *Solutions colloïdales. — a)* Dans la chambre antérieure : elles passent dans les couches profondes de la cornée, dans l'iris par sa face antérieure, dans les espaces de Fontana et diffusent à travers le tissu scléro-cornéen du limbe en suivant le trajet des veines ciliaires antérieures.

Elles ne pénètrent ni dans les vaisseaux de l'iris, ni dans le canal de Schlemm ni dans les veines ciliaires antérieures.

Elles restent localisées exclusivement dans le segment

antérieur du bulbe, c'est à dire, en avant du plan passant par l'insertion du muscle ciliaire sur la sclérotique, de là, par les procès ciliaires, la zonule de Zinn et le cristallin.

b) Injectées dans le vitré ; les solutions colloïdales imprègnent les couches internes de la rétine et s'éliminent par les gaines lymphatiques entourant les vaisseaux du nerf optique.

Elles ne passent ni dans l'espace périchoroïdien, ni dans le segment antérieur de l'œil.

3° *Huile d'olive. — a)* Introduite dans la chambre antérieure, elle s'élimine très lentement. Elle est d'abord émulsionnée, après quoi, les gouttelettes de l'émulsion se déplacent; les unes vont s'accoler à l'endothelium de la membrane de Descemet ; d'autres sont entraînées vers l'angle iridocornéen et les espaces de Fontana, d'autres, enfin, pénètrent dans les stomates pupillaires situés entre les feuillets ectodermique et mésodermique de l'iris, traversent le stroma iridien et sortent de l'iris par les stomates périphériques qui débouchent dans les espaces de Fontana.

Arrivées là, les gouttelettes sont phagocytées ; les leucocytes chargées d'huile s'insinuent dans l'espace lymphatique entourant le canal de Schlemm et les veines ciliaires antérieures et servent ainsi de véhicule à l'huile pour lui faire traverser la coque sclérale de l'œil.

Ces espaces lymphatiques se continuent en dehors de la sclérotique, sous la forme de gaines périveineuses dans lesquelles les phagocytes chargés d'huile s'accumulent et se désagrègent.

Les gouttelettes mises en liberté confluent et forment de nouveau de grosses gouttes accolées aux veines.

L'huile s'élimine de la chambre antérieure par cette seule voie à l'exclusion de toute autre. Il n'y a aucun passage dans le segment postérieur du bulbe.

b) L'huile injectée dans le vitré s'élimine avec une lenteur extrême par le même mécanisme que dans la chambre antérieure. Une faible émulsion est phagocytée par les leucocytes provenant de la partie postérieure des corps ciliaires. Les

phagocytes chargés d'huile s'engagent dans les gaines lymphatiques périvasculaires du nerf optique, et de là, probablement dans les vaisseaux lymphatiques accompagnant la veine centrale.

C'est la seule voie par laquelle ils sont éliminés de l'œil. Ils ne pénètrent jamais dans le segment antérieur.

4° *Corps solides en suspension.* — *a)* Introduits dans la chambre antérieure, ils pénètrent un peu par la face antérieure de l'iris, par les stomates pupillaires, et s'accumulent abondamment dans les espaces de Fontana ; de là, ils sont entraînés dans l'espace entourant les veines ciliaires antérieures et l'obstruent rapidement. Les voies normales d'écoulement étant bouchées, on assiste à une série de processus d'ordre pathologique, qui tendent à éliminer du bulbe les corps étrangers ; la diapédèse abondante, l'augmentation de tension, l'envahissement du segment postérieur, l'infiltration de la cornée, etc.

Les grains ne se retrouvent cependant jamais à l'intérieur des vaisseaux.

b) Dans le vitré les corps solides provoquent la diapédèse des leucocytes hors de la partie postérieure des procès ciliaires. Les grains sont phagocytés et entraînés hors du bulbe par les voies habituelles, c'est à dire les espaces lymphatiques du nerf optique.

Quelques grains pénètrent dans les couches internes de la rétine.

Le segment antérieur ne participe en rien à l'élimination.

J'ai indiqué jusqu'ici les voies par lesquelles les substances étrangères de diverse nature sortent de l'œil. Est-on en droit d'appliquer les conclusions expérimentales aux liquides physiologiques ?

Disons tout d'abord que, des quatre groupes de corps employés, deux sont impropres à l'étude de la circulation normale : les solutions cristalloïdales, qui, en diffusant indifféremment dans tous les tissus ne peuvent pas être assimilées aux liquides sécrétés par l'organisme ; en second lieu, les

corps solides, produisant à l'intérieur de l'œil des désordres graves qui sont évidemment du domaine de la pathologie.

Restent les deux autres groupes : les solutions colloïdales et l'huile d'olive. Les expériences faites à l'aide de ces corps ont donné sensiblement les mêmes résultats : c'est à dire que l'élimination se fait, non pas par les veines, mais par des espaces périveineux, les solutions colloïdales suivant d'une façon diffuse les voies tracées nettement par l'huile.

Comme l'introduction dans l'œil de ces deux substances n'occasionne aucun trouble appréciable et ne semble modifier en rien les conditions physiologiques, on peut conclure rationnellement que ces substances sont sorties de l'œil par les voies normales d'élimination des liquides intraoculaires.

En effet, d'une part, les liquides sécrétés par l'organisme ont des propriétés comparables à celles des solutions colloïdales, d'autre part, puisqu'il existe le long des veines des espaces suffisants pour livrer passage à des phagocytes chargés d'huile, on en déduit à *fortiori*, que ces espaces sont capables de laisser passer des liquides.

Ce point étant établi, on peut conclure des expériences précédentes que chez le lapin :

1° Il existe une circulation lymphatique intraoculaire.

2° Que cette circulation se fait comme suit :

a) L'humeur aqueuse de la chambre postérieure est sécrétée par la partie antérieure des procès ciliaires ; celle de la chambre antérieure provient de la face antérieure de l'iris, surtout au niveau des grand et petit cercles artériels (Hamburger, Wessely).

b) L'humeur aqueuse sécrétée est éliminée très lentement : une minime partie traverse l'endothelium et la membrane de Descemet et va nourrir les couches profondes de la cornée ; une autre partie pénètre dans l'iris par les stomates pupillaires et peut être à certains endroits de la face antérieure ; la majeure partie se dirige vers l'angle iridocornéen et les espaces de Fontana, dans lesquels vient également se

déverser, par les stomates périphériques, la lymphe imprégnant le stroma iridien.

A cet endroit le liquide s'écoule dans les espaces lymphatiques entourant le canal de Schlemm et les veines ciliaires antérieures. Dans ces espaces débouchent d'autres lacunes lymphatiques provenant de la sclérotique et surtout de la cornée. Ces lacunes ramènent la lymphe de la cornée dans les espaces périveineux. Après leur passage à travers le limbe sclérocornéen, les espaces se continuent sous forme de gaines lymphatiques autour des veines, puis de vaisseaux lymphatiques satellites des veines ; ceux-ci se déversent dans le tronc jugulaire accompagnant la veine jugulaire interne.

c) Il n'existe pas d'autres voies d'écoulement de l'humeur aqueuse, ni par le système veineux (*) ni par les espaces lymphatiques du segment postérieur de l'œil.

d) La circulation lymphatique postérieure de l'œil est indépendante de l'antérieure : elle comprend celle du corps vitré et celle de la choroïde.

e) La lymphe sécrétée par la partie postérieure des procès ciliaires et par la rétine ciliaire imprègne tout le vitré, et peut-être aussi les couches internes de la rétine. Elle sort de l'œil exclusivement par les espaces lymphatiques accompagnant les vaisseaux du nerf optique, et passe probablement de là dans les vaisseaux lymphatiques satellites de la veine centrale puis de la veine ophtalmique.

Elle ne passe ni dans la chambre postérieure, ni dans l'espace périchoroïdien.

f) La lymphe sécrétée par les nombreux vaisseaux de la choroïde s'accumule dans l'espace périchoroïdien ; celui-ci se termine en cul-de-sac en avant, à l'insertion du muscle ciliaire, en arrière, à l'anneau choroïdien de la papille. Le liquide contenu dans cet espace s'élimine par les gaines lym-

(*) J'arrive donc, par une toute autre voie, à la même conclusion que Otto Weiss, à savoir que l'humeur aqueuse ne s'écoule ni dans le canal de Schlemm ni dans les autres veines.

phatiques périvorticineuses. Ces gaines se continuent probablement autour des veines en dehors de la sclérotique et deviennent des vaisseaux lymphatiques accompagnant les grosses veines ; en tout cas elles ne débouchent pas dans la cavité de Tenon.

g) L'espace sous conjonctival et l'espace de Tenon sont indépendants de la circulation lymphatique du globe oculaire.

h) Le système lymphatique de l'orbite peut se résumer de la façon suivante : les veines efférentes de l'œil (veines ciliaires antérieures, veines vorticineuses, veine centrale de la rétine) sont entourées de gaines lymphatiques au sortir du bulbe. Les gaines servent à l'évacuation de l'humeur aqueuse (autour des ciliaires antérieures), de la lymphe du vitré (autour de la veine centrale) et de la lymphe de l'espace périchoroïdien (autour des vorticineuses). A ces gaines font suite dans l'orbite, des vaisseaux lymphatiques accompagnant les veines, et constituant soit des affluents, soit les sources du tronc jugulaire lymphatique.

La circulation lymphatique de l'œil du lapin, telle que je viens de l'exposer, peut-elle être identifiée avec celle de l'œil humain ?

Ici, comme ailleurs, quand il s'agit de l'homme, on doit s'en rapporter à la pathologie. C'est elle, le plus souvent, qui explique les phénomènes physiologiques. Nuel et Benoit, il est vrai, ont eu l'occasion de faire des expériences sur des yeux humains vivants ; mais de telles occasions sont rares et ne se rencontrent que dans des concours de circonstances dans lesquelles je ne me suis pas trouvé.

Je me bornerai donc à examiner si les données pathologiques sont conciliables avec un système lymphatique tel qu'il se présente chez le lapin.

Pour l'étude de la circulation dans le segment antérieur, les exsudats inflammatoires peuvent tenir lieu de matière injectée dans l'humeur aqueuse.

Les leucocytes y sont amenés par la même voie que chez

le lapin, c'est à dire par la face antérieure de l'iris. Ce fait a été démontré par Deutschmann (12) en 1878, et je l'ai constaté moi-même dans les coupes d'yeux atteints d'iridocylite.

La pénétration de l'humeur aqueuse à travers la membrane de Descemet, dans les couches postérieures de la cornée, est indiscutable dans certains états pathologiques. A l'appui de cette assertion, je citerai les exsudats ponctués à la face postérieure de la cornée, ainsi que la kératite interstitielle : dans cette affection l'humeur aqueuse chargée de toxines, imprègne les couches profondes de la cornée et provoque la néoformation de vaisseaux du limbe venant à la rencontre de la substance irritante. J'admets cependant que dans ces cas, il y a également des altérations de l'endothelium ; or, comme l'a démontré Leber, c'est la couche endothéliale seule qui est imperméable ; la membrane de Descemet se prête parfaitement à la diffusion.

L'iris humain joue-t-il un rôle dans l'absorbtion de l'humeur aqueuse ? Il y a lieu ici de tenir compte d'une différence anatomique importante entre l'iris de l'homme et celui du lapin. Je veux parler des cryptes de Fuchs, très développées chez l'homme et rudimentaires chez le lapin.

J'ai cru longtemps que les stomates pupillaires, décrits plus haut, remplaçaient les cryptes de Fuchs. Mais en étudiant des coupes d'iris humain, je me suis rendu compte que ces stomates existent également au bord de la pupille, à l'union des feuillets mésodermique et ectodermique. C'est dans l'œil d'un enfant de 4 ans, énucléé pour gliome de la rétine que j'ai constaté le fait avec le plus de netteté. Dans certaines coupes transversales de l'iris, où les cryptes de Fuchs sont remarquablement bien constituées, on voit un enfoncement au niveau du bord pupillaire. L'endothelium se continuant dans la dépression, montre qu'il ne s'agit pas d'une déchirure accidentelle (phot. 29 et 30). Dans d'autres coupes les deux feuillets iridiens sont parfaitement accolés l'un à l'autre ; donc la dépression ne répond pas à la coupe transversale d'une fente entourant la pupille, mais bien d'une ouverture limitée par des cellules endothéliales, c'est

à dire un stomate. Celui-ci communique avec les lacunes du stroma iridien.

Les coupes tangentielles donnent des figures encore plus caractéristiques. La phot. 31 représente un de ces stomates vu à plat. La phot. 32 est la suite dans la coupe suivante ; la partie inférieure de la phot. 31 se juxtapposant à la partie supérieure de la phot. 32, le stomate se montre sous la forme d'un entonnoir aplati suivant le plan de l'iris, et dont les parois sont reliées dans le grand diamètre par des travées tapissées d'un endothelium. Ces travées correspondent assez bien avec celles que fait apparaître l'imprégnation superficielle au nitrate d'argent dans l'iris du lapin albinos (phot. 3). Je ne suis pas parvenu à obtenir une imprégnation analogue chez l'homme à cause de la présence du pigment. La partie inférieure de la phot. 32 se continue avec les lacunes du stroma dans lesquelles on ne retrouve plus de noyaux caractéristiques des cellules endothéliales.

Les stomates pupillaires existent donc dans l'iris de l'homme comme dans celui du lapin. Les expériences précédentes ont démontré que chez ce dernier, des corps en suspension dans l'humeur aqueuse pénètrent par cette voie dans l'iris ; mais, je le répète, les cryptes de Fuchs y sont rudimentaires.

Les stomates pupillaires ont-ils une destination analogue chez l'homme qui possède de vastes cryptes de Fuchs ? La pathologie semble donner quelque vraisemblance à cette hypothèse. On remarque, en effet, que les exsudats où le sang dans la chambre antérieure souvent se déposent avec une prédilection marquée au bord de la pupille.

La précocité des synéchies pupillaires dénote à cet endroit une inflammation plus vive qui est peut-être bien en rapport avec l'absorbtion de substances toxiques par les stomates, de même que la fréquence des condylomes iridiens au niveau du petit cercle.

Enfin, la présence des « Klumpenzellen » de Koganeï dans la région du sphincter pourrait s'expliquer rationnellement de

cette façon : des grains de pigment provenant de l'epithelium postérieur (Elschnig und Lauber) sont mis en liberté, soit normalement, soit à la suite d'un processus inflammatoire ; ils flottent dans l'humeur aqueuse et sont entraînés vers les stomates pupillaires dans l'iris, où ils forment des amas devant le sphincter.

La phot. 33 montre une de ces boules de pigment (*Kl*) à l'endroit exact où, dans l'œil du lapin, l'encre de Chine et l'huile pénètrent dans l'iris.

Les stomates périphériques existent chez l'homme (phot. 34 et 35) comme chez le lapin ; ils s'ouvrent largement à la base de l'iris en face du système trabéculaire sclérocornéen. A certains endroits, ce système présente un éperon qui se prolonge à l'intérieur du stomate (phot. 35 Ep.).

Chez le lapin, les substances qui ont pénétré en sortent par les stomates périphériques ; chez l'homme je n'ai aucune donnée à ce sujet.

Il est certain que chez l'homme les corps solides contenus dans la chambre antérieure sortent du bulbe en longeant les veines ciliaires antérieures à travers la sclérotique. La phot. 36 représente une coupe transversale du limbe sclérocornéen dans un œil humain atteint d'iridocyclite purulente. Les leucocytes envahissent l'espace périveineux qu'ils distendent et traversent par cette voie la coque sclérale. Après ce passage, la grande masse se dirige en arrière en suivant la veine ciliaire, tandis qu'un petit nombre longe la veine conjonctivale en avant ; on voit en même temps des traînées de leucocytes s'infiltrer par le limbe entre les fibres cornéennes. L'iridocyclite purulente chez l'homme reproduit donc exactement ce qui se passe dans l'œil du lapin après une injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure.

Quant aux voies lymphatiques orbitaires, je ne les ai pas encore recherchées chez l'homme, mais il est quasi certain qu'elles existent aussi bien que chez le lapin. J'ai d'ailleurs l'intention de poursuivre ultérieurement ces recherches.

Il est inutile, me semble-t-il, d'insister sur la séparation

complète qui existe chez l'homme entre la circulation lymphatique antérieure et postérieure. La clinique en donne nombre de preuves : jamais les corps en suspension dans le vitré ne pénètrent dans la chambre antérieure, ni sang, ni exsudats fibrineux, ni cristaux de cholestérine (synchysis scintillans).

D'autre part, le sang où les exsudats dans l'humeur aqueuse ne passent jamais dans le vitré. Il faut évidemment faire exception de certaines inflammations purulentes qui détruisent toutes les barrières (panophtalmies).

Cette séparation complète entre l'humeur aqueuse et la lymphe du vitré a une importance considérable, notamment dans le glaucome primaire : tout porte à croire que dans le glaucome l'augmentation de tension siège dans le vitré (Cantonnet). Une expérience qui a sûrement été faite par tous ceux qui ont étudié cette maladie est la suivante : dans un œil fraîchement énucléé on provoque une augmentation de tension en y injectant de l'eau à l'aide d'une seringue de Pravaz. Si on pousse l'injection dans la chambre antérieure, la cornée se trouble et l'iris est refoulé en arrière ; si, au contraire, l'on injecte l'eau dans le vitré, on reproduit exactement un accès de glaucome aigu : projection de l'iris en avant, légère dilatation de la pupille, œdème en partant de la périphérie. Si on lache le piston, l'eau reflue dans la seringue et tous les phénomènes disparaissent sur le champ ; on injecte à nouveau et ils réapparaissent et ainsi de suite. L'œdème cornéen s'explique facilement : l'humeur aqueuse comprimée par la réduction de la chambre antérieure s'échappe par ses voies naturelles d'élimination, mais comme les espaces périveineux ne sont constitués que pour laisser passer un courant très faible, le liquide reflue dans les lacunes amenant la lymphe de la cornée ; de là, le trouble qui progresse de la périphérie vers le centre.

La propulsion de l'iris suffit à montrer que la pression vient du corps vitré.

L'intérêt de l'expérience précédente siège dans le fait que les *phénomènes glaucomateux peuvent exister alors qu'il n'y*

a aucune entrave à l'écoulement de l'humeur aqueuse ; l'effacement de l'angle iridocornéen ne constitue pas, en effet, un obstacle suffisant attendu que le liquide est refoulé dans les espaces périveineux. C'est pourquoi la plupart des opérations pratiquées sur le segment antérieur ne parviennent pas à arrêter la marche du glaucome.

Ces opérations m'amènent à parler d'un dernier point : nous avons vu que chez le lapin l'espace sous conjonctival est tout à fait indépendant de la circulation des liquides intraoculaires. Cet espace ne représente pas une cavité lymphatique il a plutôt la signification d'une bourse séreuse de glissement ; comme tel, non seulement il ne renferme aucun liquide, mais encore n'est pas du tout constitué anatomiquement pour la résorbtion des liquides qui y seraient épanchés. La pathologie confirme entièrement ce fait chez l'homme. En voici quelques preuves : la minime quantité de sang dans l'ecchymose sous-conjonctivale met plusieurs semaines à se résorber ; (dans la chambre antérieure, un hyphaema beaucoup plus considérable disparait souvent en quelques heures). J'ai observé un cas de fistule cornéenne que l'on avait recouverte de conjonctive bulbaire ; l'humeur aqueuse continuant à suinter par la fistule avait produit une poche sous-conjonctivale énorme, retombant devant la cornée et faisant hernie entre les paupières ; cette poche avait mis deux ans à se former ! Le liquide recueilli par ponction contenait des traces d'albumine.

Enfin, les opérations antiglaucomateuses consistant à faire communiquer la chambre antérieure avec l'espace sous-conjonctival prouvent que le liquide drainé dans cette cavité ne se résorbe pas. Telles sont les opérations de Lagrange, Elliott, Borthen et d'autres. Bien souvent, à l'endroit de la soi-disant fistulisation, on constate la présence d'une poche remplie de liquide, tendue et immuable ; ni le massage ni la compression ne la font disparaître. Avec cela, l'iris est repoussé en avant, ce qui prouve bien que la tension dans le segment postérieur n'est pas vaincue. Ces opérations reviennent donc à faire communiquer une cavité constituée anato-

miquement pour la résorbtion des liquides avec une autre cavité dans laquelle la résorbtion est quasi nulle.

Mais ce n'est pas la place ici, de discuter la valeur des opérations antiglaucomateuses. Si j'ai soulevé un moment la question, c'est pour montrer que chez l'homme comme chez le lapin, l'espace sous-conjonctival n'est pas un espace lymphatique. Il en est probablement de même de la cavité de Tenon dont dépend cet espace.

L'exposé que je viens de faire suffit, me semble-t-il, à prouver que la circulation lymphatique de l'œil du lapin est, dans ses grandes lignes, identique à celle de l'œil humain.

Elle peut se résumer en deux faits essentiels :

a) La circulation lymphatique est indépendante de la circulation veineuse.

b) La circulation lymphatique dans le segment antérieur est indépendante de celle du segment postérieur.

Ce travail a été fait en grande partie au laboratoire de la Clinique ophtalmologique dirigée par M. le Professeur van Duyse. Je suis heureux d'exprimer ici ma gratitude à mon savant maître.

Mars 1913.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHES I, II ET III.

PHOT. 1. — Oeil de lapin. Injection de chlorure de Nickel dans la chambre antérieure. Fixé une heure après l'injection dans une solution alcoolique de diméthylglioxyme à 2 %. La coupe n'est traitée par aucune matière colorante. G × 10 (Planar Zeiss F = 35 mm.). Les aiguilles roses sont accolées en touffes à la membrane de Descemet. La cornée est imprégnée dans toute son épaisseur par le chlorure de Nickel qui a précipité sous forme de trainées parallèles allant jusqu'à l'epithélium antérieur (Exemple de diffusion des solutions cristalloïdales).

PHOT. 2. — Angle iridocornéen d'un œil de lapin après une injection de carminate de soude à 1 % dans la chambre antérieure. Fixation au nitrate de plomb à 3 % + formol à 10 %, 2 heures après l'injection. La coupe n'est colorée que par la matière injectée. G × 50 (Apochrom. Zeiss 8 mm.). Le carmin a imprégné le stroma de l'iris sans pénétrer dans les vaisseaux (v), puis la région sclérocornéenne attenant aux espaces de Fontana et entoure d'une façon diffuse le canal de Schlemm sans y pénétrer. Toutes les parties foncées de la photographie correspondent à l'imprégnation de carmin dans la préparation, sauf l'epithelium pigmentaire de l'iris et des corps ciliaires qui est beaucoup plus noir.

PHOT. 3. — Imprégnation superficielle au nitrate d'argent à 0,5 % du bord pupillaire de l'iris d'un lapin albinos. G×350 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.) Les deux cellules endothéliales A et B (B n'est pas au point) sont reliées par des travées parallèles cloisonnant l'ouverture du stomate (*st*). La largeur de ce stomate est ici de 0,07 mm.

Les photographies 4 à 16 inclus, représentent des coupes d'yeux de lapin fixés par la liqueur de Flemming un mois après l'injection d'huile d'olive stérilisée dans la chambre antérieure.

Phot. 4. — G × 70 (Apochrom. Zeiss. 8 mm.). Coloration : hématoxyline Heidenhain et rouge Congo. L'extrémité pupillaire de l'iris montrant une série de gouttes d'huile (*H*) formées par la réunion de gouttelettes qui ont pénétré par le stomate pupillaire (*st. p.*). Une goutte est phagocytée dans la chambre antérieure (*Ph*).

Phot. 5. — G × 260 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). Point marqué 5 dans la photographie précédente vu à un fort grossissement. Les gouttes d'huile ont distendu les parois de l'espace (*c*) dans lequel elles se trouvent. Cet espace est limité par des cellules allongées à noyau aplati (*End.*) fort différentes des autres cellules du stroma iridien. Dans ce canal sont également engagés des phagocytes (*Ph.*) chargés d'huile.

Phot. 6. — G × 260 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). Coloration : safranine-vert lumière. Comme la photographie précédente, représente une boule d'huile engagée dans l'iris. L'espace (*c*) est encore plus nettement limité par des cellules endothéliales (*En*) que dans la phot. 5.

Phot. 7. — G × 125 (Apochrom. Zeiss 8 mm.). Montre une grosse goutte d'huile formée par confluence de plusieurs petites, au débouché d'un stomate périphérique (*st. p.*). Elle est entourée d'un grand nombre de phagocytes, visibles, les uns dans l'ouverture du stomate, les autres dans les espaces de Fontana (*E. Fon*). Dans le limbe sclérocornéen on remarque la présence d'une veine ciliaire antérieure (*v. c.*) également entourée de phagocytes.

Phot. 8. — G × 350 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). La même que le N° 7 mais à un fort grossissement, pour montrer les noyaux des cellules endothéliales (*End.*) tapissant la cavité du stomate périphérique.

Phot. 9. — G × 350 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.) Coloration : safranine-vert lumière. Espace de Fontana contenant deux gouttes d'huile rongées par les phagocytes (*Ph.*)

Phot. 10. — G × 150 (Apoch. Zeiss. 8 mm.). Coloration : safranine-vert lumière. Cette photographie montre une procession de phagocytes (*Ph.*) chargés d'huile ;

les uns viennent de l'espace de Fontana, les autres du stroma de l'iris en longeant une veine iridienne. Ils contournent le bec (*B*) formé par la terminaison de la membrane de Descemet et s'engagent de là dans l'espace lymphatique entourant le canal de Schlemm.

PHOT. 11. — G × 330 (Apochr. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). Coloration hématoxyline-Heidenhain. Cette photographie montre à un fort grossissement les rapports entre le canal de Schlemm, la veine ciliaire antérieure, et l'espace lymphatique qui les entoure. La coupe passant tangentiellement à la veine, montre la couche des cellules endothéliales se prolongeant à gauche dans l'espace périveineux (*E P.*) Des phagocytes (*Ph.*) cheminent vers cet espace.

PHOT. 12. — G × 230 (Apochrom. Zeiss. Imm. 3 mm.) Coloration hématoxyline-Heidenhain. Représente une veine ciliaire antérieure (*v. c.*). A la partie supérieure on distingue l'espace périveineux (*Es. p. v.*) ainsi qu'un noyau de cellule endothéliale (*End.*) limitant cet espace. A droite un phagocyte (*Ph.*) chargé d'huile, accolé à la veine se trouve dans l'espace lymphatique.

PHOT. 13. — G × 230 (Apochr. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). Coloration : hématoxyline-Heidenhain, Rouge Congo. Veine ciliaire antérieure (*V. C.*) au niveau du limbe scléro-cornéen. A côté de la veine, l'espace périveineux (*Esp. P. v.*) limité par quelques cellules endothéliales (*n. end.*).

PHOT. 14. — G × 330 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). Coloration : safranine-vert lumière. Ilots de désagrégation des phagocytes en dehors de la sclérotique. Au bas de la photographie les phagocytes sont contenus dans la gaine entourant la veine ciliaire (*v. c.*). Les noyaux endothéliaux de la gaine sont bien visibles. Au dessus de la veine se trouve un vaisseau lymphatique (*v. L.*) Les phagocytes en se désagrégeant mettent en liberté les gouttelettes d'huile de leur cytoplasme ; celles-ci confluent et forment les grosses masses noires de la photographie.

PHOT. 15. — G. × 20 (Planar. Zeiss. F = 35 mm. Coloration : Safranine-vert lumière. Vue d'ensemble du passage de

l'huile à travers la coque sclérale. Une gouttelette a pénétré jusqu'au canal de Schlemm (*C. Schl.*). Quelques phagocytes (*Ph.*) cheminent dans l'espace lymphatique entourant la veine ciliaire antérieure (*v. c.*) En dehors de la sclérotique ils se désagrègent dans des espaces plus larges (*I. D.*). L'huile mise en liberté par la destruction des phagocytes conflue en grandes masses (*H.*). Quelques gouttelettes (*H'*) suivent les voies lymphatiques de l'épisclère.

PHOT. 16. — G × 260 (Apoch. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). Coloration : safranine-vert lumière. Montre les vaisseaux de la conjonctive bulbaire : une large veine, deux petites artères, (*Ar.*) un grand vaisseau lymphatique (*lymph.*) et deux petits contenant de l'huile (*L*).

PHOT. 17. — Iris de lapin après injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure. Fixation dans le liquide de Bouin, 5 jours après l'injection. La coupe dépigmentée à l'eau de Javel, n'est pas colorée. G × 30 (Planar Zeiss. F = 35 mm.). La chambre antérieure est remplie d'un réseau de fibrine coagulée tenant dans ses mailles des grains d'encre de Chine et des phagocytes. L'encre a pénétré d'une façon diffuse dans les couches superficielles de l'iris par la face antérieure.

PHOT. 18. — Bord pupillaire de l'iris trois jours après une injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure. Fixation dans le liquide de Bouin. Dépigmentation des coupes à l'eau de Javel. La préparation n'a pas été colorée. G × 50 (Apochrom Zeiss. 8 mm.) La photographie montre clairement la pénétration de l'encre par le stomate pupillaire (*st.*) et la trainée noire entre les deux feuillets iridiens.

PHOT. 19. — Canal de Schlemm (*C. Schl.*) et veine ciliaire antérieure (*v. c.*) 3 jours après une injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure. Fixation dans le liquide de Bouin. La coupe dépigmentée à l'eau de Javel n'a pas été colorée. G × 150 (Apochrom. Zeiss. 8 mm.) L'encre très abondante dans les espaces de Fontana a envahi la périphérie du canal de Schlemm (*C. Sch.*) et a fusé le long de la veine ciliaire (*v. c.*) dans l'espace périveineux. Dans la lumière même de la veine on ne remarque aucun grain d'encre.

PHOT. 20. — Injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure. Fixation dans la liqueur de Bouin, après 8 jours. Coloration à l'hématoxyline Heidenhain. G × 375 (Apochrom. *Zeiss*. Imm. homog. 3 mm.). La photographie représente un capillaire (*v*) à la surface de l'iris. Plusieurs leucocytes (*D*) émigrent à travers sa paroi.

PHOT. — 21. — Même préparation que la précédente. G × 375 (Apochrom. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). La face antérieure de l'iris montre une dépression en entonnoir (*E*) située à la périphérie. Les leucocytes ayant diapédésé hors des capillaires (voir phot. 20) émigrent à travers l'endothelium antérieur de l'iris (*L*) au niveau de l'entonnoir et tombent dans la chambre antérieure. Les vésicules claires indiquent peut être la transsudation de l'humeur aqueuse fraiche dans l'humeur aqueuse pathologique plus foncée par coagulation de l'albumine.

PHOT. 22. — Injection d'encre de Chine dans la chambre antérieure, Fixation dans le liquide de Zenker, 8 jours après l'injection. G × 14 (Planar Zeiss. F = 35 mm.). La coupe est dépigmentée à l'eau de Javel et légèrement colorée par la fuchsine picrique. L'encre de Chine est très dense autour du Canal de Schlemm. De là elle envahit la région de la veine ciliaire et infiltre la conjonctive bulbaire. De la région du limbe partent des trainées vers la cornée. La zone *A* plus dense se retrouve toujours et indique la présence de lacunes lymphatiques plus larges au pourtour de la cornée. L'encre n'envahit jamais les couches profondes de la cornée.

PHOT. 23. — Région sclérocornéenne après injection dans la chambre antérieure de carminate de plomb. Fixation dans une solution à 5 °/₀ d'acide trichloracétique. Coloration à l'hématoxyline Delafield. G × 20 (Planar Zeiss. F = 35 mm.). L'obstruction des voies d'écoulement de l'humeur aqueuse a produit une ectasie énorme des espaces lymphatiques du limbe. Dans la conjonctive bulbaire, à côté des veines (*v*) on remarque la présence de nombreux vaisseaux lymphatiques (*L*).

PHOT. 24. — Ligament pectiné d'un œil de lapin fixé à la liqueur de Perenyi, trois jours après une injection de carminate de plomb dans la chambre antérieure. G × 130 (Apochrom. Zeiss. 8 mm.). De nombreux leucocytes ayant phagocyté les grains de carmin entourent le canal de Schlemm et la veine ciliaire antérieure (*V. C.*).

PHOT. 25. — Vaisseaux lymphatiques dans l'orbite du lapin. Fixation en masse dans le liquide de Müller après strangulation. Coloration à l'Hématoxyline Heidenhain. G × 350 (Apochr. Zeiss. 3 mm.). Le grand vaisseau rempli de sang est une artère ciliaire antérieure. Deux larges veines satellites ne sont pas dans le champs de la photographie. Le vaisseau lymphatique supérieur est coupé dans le sens de la longueur; l'inférieur est coupé obliquement. A gauche dans la photographie, les noyaux endothéliaux des lymphatiques ne sont pas au point,

PHOT. 26. — Nerf optique de lapin. Injection de carminate de soude à 1 °/₀ dans le vitré. Fixation dans le nitrate de plomb 3 °/₀ + formol 10 °/₀, une heure après l'injection. G × 35 (Planar Zeiss. F = 35 mm.). La coupe n'est colorée que par la matière injectée. Le carmin pénètre abondamment dans la papille et se répand dans tous les trabécules lymphatiques du nerf optique. Les couches internes de la rétine sont également imprégnées de carmin.

PHOT. 27. — Nerf optique de lapin fixé 8 jours après une injection d'encre de Chine dans le vitré. Fixation dans le liquide de Perenyi. Coloration légère à la fuchsine picrique. G × 35 (Planar Zeiss. F = 35 mm.). Les leucocytes chargés de grains noirs pénètrent dans la papille par les espaces lymphatiques périveineux, se répandent dans les travées du nerf et entourent la veine centrale d'un manchon. Ce manchon se continue autour de la veine après que celle-ci a quitté le nerf.

PHOT. 28. — Coupe à travers la sclérotique au niveau d'une veine vorticineuse. Fixation : liqueur de Flemming ; coloration : safranine-vert lumière. G × 230 (Apochr. Zeiss. Imm. homog. 3 mm.). La gaine périvorticineuse est fort large à cet endroit. Les gouttelettes d'huile

(*H*) qui se trouvent dans la gaine proviennent d'une injection dans l'espace périchoroïdien. Les noyaux des cellules endothéliales, bien visibles dans la préparation sont mal rendus dans cette photographie.

Les photographies 29 à 32 inclus, et 34-35 représentent des coupes d'œil d'un enfant de 4 ans. L'organe a été fixé pendant 15 jours dans la liqueur de Flemming. Coloration : Hématoxyline Heidenhain et rouge Congo. G × 200 (Apochrom. Zeiss. 8 mm.).

PHOT. 29. — Bord pupillaire de l'iris en coupe transversale, montrant l'ouverture d'un stomate (*st. p.*) entre le feuillet mésodermique (stroma) et le feuillet ectodermique (Epithelium pigmentaire et sphincter) L'endothélium antérieur se continue à l'intérieur du stomate (*End.*). Une travée (*Tr.*) cloisonne l'ouverture. Au fond du stomate se trouve une veine (*v*).

PHOT. 30. — Bord pupillaire de l'iris en coupe transversale, montrant un stomate (*st. p.*) sous un autre aspect. Dans la série des préparations on le voit communiquer avec les lacunes (*lac.*) du stroma iridien.

PHOT. 31. — Coupe tangentielle du bord de l'iris montrant, à plat, l'ouverture du stomate pupillaire. Les travées cloisonnant l'intérieur de la cavité sont tapissées de cellules endothéliales. (*End.*) Le grossissement étant de 200, la grandeur réelle de ce stomate est à l'orifice pupillaire environ 0,15 mm.

PHOT. 32. — Cette photographie représente le prolongement du stomate pupillaire dans la coupe suivante : La forme générale est celle d'un entonnoir se terminant au bas de la photographie dans les lacunes du stroma iridien. Les grosses travées sont recouvertes d'un endothelium (*End.*).

PHOT. 33. — Bord pupillaire d'un iris d'homme adulte atteint d'irido-cyclite. Fixation au liquide de Müller. Coloration à l'hématoxyline Delafield-Eosine. G × 200 (Apochrom. Zeiss. 8 mm.). A l'entrée d'un stomate pupillaire (*st. p.*) on remarque la présence d'un amas de pigment ou Klumpenzel (*Kl.*) en avant du sphincter (*sph*).

PHOT. 34. — Base de l'iris, montrant un stomate périphérique débouchant en face du système sclérocornéen (*Trab.*)

Les noyaux (*end.*) des cellules endothéliales tapissant ce large stomate se retrouvent fort loin dans la profondeur de l'iris.

PHOT. 35. — Un autre stomate périphérique dans lequel s'engage un éperon (*Ep.*) du système trabéculaire (*Trab*). La photographie montre que l'endothelium (*End*) des trabécules se confond avec celui du stomate.

PHOT. 36. — Limbe scléro-cornéen d'un homme de 40 ans atteint d'iridocyclite purulente. Fixation au liq. de Bouin; coloration hématoxyline Delafield-Eosine. G × 100 (Apochrom. Zeiss. 8 mm.) Les corps ciliaires (*c. cil.*) sont envahis par les globules de pus. Ceux-ci traversent la sclérotique (*L*) le long de la veine ciliaire antérieure (*v. cil.*) La grande masse suit la veine qui se dirige en arrière ; d'autres longent en avant la veine conjonctivale (*V. conj.*).

BIBLIOGRAPHIE

(Dans cette liste ne figurent que les ouvrages spécialement consultés).

1. ASAYAMA. — Ueber die Resorbtion des Kammerwassers von der vorderen Fläche der Iris. *Arch. f. Opht.*, Bd. LI, 1900.

2. BARTELS. — Das Lymphgefässsystem. *Bardeleben's Handb. der Anatomie des Menschen*, 1909.

3. BELLARMINOFF u. DOLGANOFF. — Ueber die Diffusion im Innere des Auges bei verschiedenen pathologischen Zuständen desselben. *Arch. f. Opht.*, Bd. XL, 1894.

4. BIRNBACHER u. CZERMAK. — Beiträge zur pathologischen Anatomie und Pathogenese des Glaukoms. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXXII, 1886.

5. BODDAERT. — Application de l'injection sous-cutanée de fluorescéine à l'étude du système lymphatique. *Ann. Soc. Méd. de Gand*, 1896.

6. ID. Etude expérimentale d'un mode d'influence de l'innervation sur ia transsudation vasculaire. *Bull. Acad. royale de Méd. de Belgique*, série IV, t. XVII, 1903.

7. ID. Nouvelle étude expérimentale de l'influence de l'innervation sur la transsudation vasculaire. *Bull. Acad. royale de Méd. de Belgique*, série IV, t. XIX, 1905.

8. Etude expérimentale d'un mode de production d'oedème. *Bull. Acad. royale de Méd. de Belgique*, série IV, tome XXII, 1908.

9. BOUCHERON. — Sur l'epithelium aquipare et vitréipare des procès ciliaires. *Bull. et Mém. Soc. fr. d'Opht.*, 1883.

10. BRUGSCH. — Ueber die Resorbtion körnigen Farbstoffs aus der vorderen Augenkammer. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXIII, 1877.

11. BÜRGERS. — Ueber den Flüssigkeitswechsel des Auges. *Zeitschr. f. Aug.*, Bd. XXV, 1911.

12. Deutschmann. — Klinische und experimentelle Beiträge zur Resorbtion pathologischer Inhaltsmassen in der vorderen Augenkammer. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXIV, 1878.

13. Id. Ueber die Quellen des Humor aqueus im Auge. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXVI, 1880).

14. Druault. — Développement de l'organe de la vision et anatomie du globe de l'œil. *Traité d'Anat. humaine*, *Poirier et Charpy*, tome V, 1911.

15. Ehrlich. — Ueber provocirte Fluorescenzerscheinungen im Auge. *Deutsche med. Wochenschr.*, 1882.

16. Elschnig u. Lauber. — Ueber die sogenannten Klumpenzellen der Iris. *Arch f. Opht.*, Bd. LXV, 1907.

17. Fuchs. — Beiträge zur normalen Anatomie des Augapfels. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXX, 1884.

18. Id. Beiträge zur normalen Anatomie der menschlichen Iris. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXXI, 1885.

19. Gifford. — Weitere Versuche über die Lymphströme und Lymphwege des Auges. *Arch. f. Augenheilk.*, Bd. XXVI, 1893.

20. Gruber. — Beiträge zur Kenntniss der Hornhaut-circulation *Arch. f. Opht.*, Bd. XXXIX, 1893.

21. Gutman. — Ueber die Natur der Schlemm'schen Sinus und seine Beziehungen zur vorderen Augenkammer. *Arch. f. Opht.*, Bd. XLI, 1895).

22. Hamburger, C. — Besteht freie Communication zwischen vordere und hintere Augenkammer? *Centralbl. f. Augenh.*, 1898.

23. Id. Ueber die Quellen des Kammerwassers *Klin. Monatsbl.*, Bd. XXXVIII, 1900.

24. Id. Ueber die Saftströmungen des Auges. *Klin. Monatsbl.*, XLVIII, 1910.

25. Id. Ueber den Abfluss aus dem Auge. *Bericht ü. d. 37. Versamml. d. Opht. Gesellsch. Heidelberg*, 1911.

26. Heisrath. — Ueber die Abflusswege des Humor aqueus mit besonderen Berücksichtigung des sogenannten Fontana'schen und Schlemm'schen Kanals. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXVI, 1880.

27. Knies. — Ueber die Ernährung des Auges und die Abflusswege der intraokularen Flüssigkeit. *Arch. f. Augen- und Ohrenheilk.*, Bd. VII, 1878.

28. Id. Ueber die vorderen Abflusswege des Auges und die künstliche Erzeugung des Glaukoms. *Arch. f. Augenh.*, Bd. XXVIII, 1894.

29. Langer. — Ist man berechtigt den Perichorioidealraum und den Tenon'schen Raum als Lymphräume aufzufassen ? *Sitzb. d. Wiener Akad. der Wissensch., math. naturw. Kl.*, Bd. XCIX, 1890.

30. Leber, Th. — Studien über den Flüssigkeitswechsel im Auge. *Arch. f. Opht.*, Bd. XIX, 1873.

31. Id. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse vom Flüssigkeitswechsel des Auges. *Ergebnisse d. Anat. und Entwicklungsgesch.*, 1894.

32. Id. Der Circulus venosus Schlemm steht nicht in offener Verbindung mit der vorderen Augenkammer. *Arch. f. Opht.*, Bd. XLI, 1895.

33. Id. Die Circulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. *Graefs-Saemisch Handb. d. gesam. Augenheilk.*, 2. Aufl., 1903).

34. Leplat. — Nouvelles recherches sur la circulation du liquide intraoculaire. *Ann. d'Oculistique*, tome CI, 1889.

35. Mawas. — La structure de la rétine ciliaire et la sécrétion de l'humeur aqueuse. *Compte rendu de l'Ass. Anatom. de Nancy*, 1909.

36. Mawas et Magitot. — Etude sur le développement du corps vitré et de la zonule chez l'homme. *Arch. d'Anat. microsc.*, tome XIV, 1912.

37. Michel. — Beiträge zur nähere Kenntniss der hintern Lymphbahnen des Auges. *Arch. f. Opht.*, Bd. XVIII, 1872.

38. Mitrophan Mimocky. — Experimentelle Beiträge zur Diffusion im Auge. *Arch. f. Opht.*, Bd. XI, 1865.

39. Nicati. — La glande de l'humeur aqueuse, glande des procès ciliaires ou glande uvée. *Arch. d'Opht.*, tome X, 1890-91.

40. Nuel et Benoit. — Des voies d'élimination des liquides intraoculaires hors de la chambre antérieure et au fond de l'œil. *Arch. d'Opht.*, tome XX, 1900.

41. Pöschl. — Einführung in die Kolloidchemie. Dresden, 1910.

42. Scalini. — Untersuchungen über die physikalisch-chemischen Eigenschaften des Humor aqueus. *Arch. f. Augenh.*, Bd. LVII, 1907.

43. SCHWALBE. — Untersuchungen über die Lymphbahnen des Auges und ihre Begrenzungen. *Arch. f. mikrosc. Anat*, Bd. VI, 1870.

44. SCHICK. — Experimentelle Beiträge zur Lehre von Flüssigkeitswechsel im Auge. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXX, 1885).

45. SCHOELER. — Experimentelle Studien über Flüssigkeitsausscheidung aus dem Auge. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXV 1879.

46. STADERINI. — Ueber die Abflusswege des Humor aqueus. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXXVII, 1891.

47. STOCK. — Bemerkung zum Verhalten des Kammerwassers bei zirkularem Pupillenverschluss. *Klin. Monalsbl. für Augenh.*, Bd. XLVII, 1909.

48. TERSON. — Pathogénie du Glaucome. *Rapport de la Soc. belge d'Ophtalm.*, 1907.

49. TÜCKERMANN. — Ueber die Vorgänge bei der Resorbtion in die vordere Kammer injicierte körniger Farbstoffe. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXXVIII, 1892.

50. TÜRCK, S. — Untersuchungen über eine Störung in der vorderen Augenkammer. *Arch. f. Opht.*, Bd. LXIV, 1907.

51. ULBRICH. – Zur Lehre von der intraokularen Flüssigkeitsströmung. *Opht. Gesellsch. Heidelberg*, 1907.

52. ULRICH. — Ueber die Ernährung des Auges. *Arch. f. Opht.,* Bd. XXVI, 1880.

53. WEISS, Léopold. — Ueber die Abflusswege der intraokularen Flüssigkeit. *Arch. f. Opht.*, Bd. XXV, 1879.

54. WEISS, Otto. — Der intraokulare Flüssigkeitswechsel. *Zeitschr. für Augenh.*, Bd. XXV. 1911.

55. WESSELY. – Experimentelle Untersuchungen über Reizübertragung von einem Auge zum anderen. *Arch. f. Opht.*, Bd. L, 1900.

56. WESSELY u. ABELSDORFF. — Demonstrationen zur vergleichenden Physiologie der intraokularen Flüssigkeitswechsel. *Sitzber. Opht. Gesellsch. Heidelberg,* 1907.

57. ID. Ueber den intraokularen Flüssigkeitswechsel. *Zeitschrift f. Augenh.*, Bd. XXV, 1911.

58. WINSELMANN. — Ein klinischer Beitrag zur Frage der standigen freien Communication zwischen vorderer und hinterer Augenkammer. *Klin Monatsbl. f. Augenh.*, Bd. XLVII, 1909.

Nouvelles recherches sur la vitellogenèse des œufs d'oiseaux aux stades d'accroissement, de maturation, de fécondation et du début de la segmentation (*),

PAR LE

Dr Modeste VAN DURME

(Travail du laboratoire d'histologie et d'embryologie de l'Université de Gand)

(Planches IV, V, VI, VII, VIII et 3 figures dans le texte).

INTRODUCTION.

L'ovogenèse des oiseaux, considérée dans son ensemble, n'a été guère étudiée. Quelques auteurs ont approfondi, soit les transformations nucléaires, soit les modifications vitellines à certains stades du développement de l'oocyte. On a décrit fidèlement des détails de structure très intéressants, propres à un stade déterminé de l'ovogenèse, mais on n'a guère analysé les différentes étapes successives de ce processus si compliqué, et on n'est point parvenu à rattacher ces stades les uns aux autres. En d'autres termes, personne jusqu'ici n'a décrit les phases successives de la genèse des

---

(*) Le présent mémoire a été déposé au Ministère des sciences et des arts le 31 janvier 1910. Il était adressé en réponse à une question de concours universitaire ainsi formulée : « On demande de nouvelles recherches sur la vitellogenèse des œufs d'oiseaux aux stades d'accroissement, de maturation, de fécondation et du début de la segmentation. »
Il a été présenté ensuite au concours des Bourses de voyage pour l'année 1912. Il a été récompensé à ces deux concours.

éléments constitutifs, si abondants, d'un œuf d'oiseau, aux dépens des parties constituantes du jeune oocyte, cellule relativement très petite et d'une structure fort simple.

Cette simplicité de structure, que présente l'oocyte à ses débuts, ne fait pas prévoir la constitution si complexe qu'il affectera dans la suite de son évolution.

En effet, au début de sa différenciation aux dépens de l'oogonie, l'œuf télolécithe des oiseaux n'est guère distinct, que par d'infimes détails, de l'ovule des autres vertébrés, oligolécithes ou alécithes. Comme ces derniers il possède des parties constituantes essentielles, qui sont :

1°) Une vésicule germinative, renfermant un karyomitome, qui montre les étapes successives préparatoires à la prophase de la première mitose de maturation.

2°) Le vitellus proprement dit, renfermant un corps vitellin ou sphère attractive, entourée d'une couche vitellogène ou mitochondriale.

3°) Le vitellus nutritif ou deutoplasme qui, lors de cette période initiale, n'est guère encore élaboré.

Ce dernier apparaît bientôt, mais, tandis qu'il reste à l'état de vestige dans l'œuf des mammifères et y demeure toujours très peu abondant, dans l'œuf des oiseaux, au contraire, il se développe rapidement et acquiert des proportions considérables.

L'évolution de l'oocyte, encore dépourvu de deutoplasme, a été étudiée par D'Hollander en 1903. Elle correspond à ce que cet auteur appelle la « période extrafolliculaire », c'est-à-dire la période où l'oocyte est encore dépourvu d'un épithélium folliculaire.

Notre intention est de reprendre cette étude au point où l'auteur l'a abandonnée, c'est à dire, à partir du « stade intrafolliculaire » caractérisé par l'apparition d'un épithélium ovulaire simple, cubique ou cylindrique.

A ce moment débutent les transformations les plus intenses, qui provoquent rapidement la formation d'un deutoplasme abondant. Des zones vitellines nombreuses et d'aspect diffé-

rent apparaissent successivement durant cette seconde grande phase de l'accroissement de l'œuf. Le deutoplasme et le vitellus formateur acquièrent graduellement leurs caractères propres. Même à la période de maturation la vitellogenèse n'est pas achevée, elle continue jusqu'au stade de la fécondation et du début de la segmentation.

Des transformations nucléaires spéciales, successives, caractérisent ces différentes étapes ; elles provoquent, après une longue période d'accroissement, l'expulsion de deux globules polaires, la formation des deux pronucléus et ensuite l'apparition des premiers fuseaux de segmentation. Ces phénomènes de maturation, de fécondation et de segmentation débutante, phénomènes les plus intéressants peut-être de l'histoire des êtres, ont été étudiés et décrits dans l'œuf des différentes espèces animales.

Chaque groupe offre des caractères propres, servant même de base à une classification des mammifères. Mais on ignore totalement ou presque totalement ces phénomènes chez les oiseaux. Jamais, avant nous, on n'a reproduit un fuseau de maturation ou de segmentation débutante chez la Poule, dont l'œuf est pourtant l'objet classique des démonstrations embryologiques. Avant HARPER (18) on n'en avait jamais vu chez aucun oiseau; l'auteur américain figure, le premier, des fuseaux chez le Pigeon. Ces images peuvent, à juste titre, provoquer l'étonnement ; elles sont si petites, si ténues, comparées au volume immense de la cellule-œuf, à l'énorme diamètre de l'aire nucléaire dans l'oocyte intraovarique.

Cette étude de HARPER demande des recherches de contrôle, surtout à cause de certaines conclusions auxquelles est arrivé l'auteur, concernant des questions très discutées, telles que polyspermie, phénomènes amitosiques, etc.

Grâce à un matériel relativement considérable, nous possédons des préparations très instructives, qui sont de nature à nous renseigner exactement sur les étapes principales et essentielles de toutes ces transformations nucléaires et vitellines.

Nous n'avons pas l'idée, ni la prétention de résoudre définitivement le problème posé ; notre but est plus modeste. Décrire fidèlement quelques stades, les plus importants, les plus caractéristiques, essayer de les rattacher les uns aux autres en attirant l'attention sur les facteurs qui provoquent leur genèse, en signalant certains processus dont la nature nous échappe : voilà notre intention.

CHAPITRE I.

Matériel et technique.

(Notes de Biologie sexuelle).

Si l'œuf des oiseaux a été si peu étudié dans ses détails, il en faut, sans doute, chercher la cause dans les difficultés inhérentes à ce genre de recherches : difficultés de récolte du matériel, difficultés de technique histologique.

En effet, l'objet à étudier n'est pas de ceux que l'on se procure à volonté, et dont il est possible de faire des démonstrations parfaitement documentées. On rassemble assez facilement des œufs ovariques aux différentes périodes d'accroissement. Il suffit pour cela de sacrifier, au début du printemps, des femelles d'oiseaux prises au hasard. Les œufs en voie de développement se distinguent par leur volume progressivement croissant. De nombreuses séries de préparations réussies, obtenues à l'aide de ces matériaux, montrent tous les stades successifs de l'accroissement ovulaire.

Seuls les stades finaux de cette période sont rares ; on ne les trouve qu'en petit nombre, dans les ovaires propres à des femelles sur le point de pondre. Pour obtenir des œufs au moment de la rupture du follicule ovarique, on se heurte à des difficultés bien plus grandes. Il faut sacrifier un grand nombre de femelles vers l'époque de la ponte, et, si le hasard vous favorise, on obtient parfois le matériel désiré. On doit montrer une ténacité tout aussi grande pour l'obtention d'œufs expulsés de l'ovaire et en migration dans l'oviducte.

A une première saison, l'on se procure ainsi quelques rares ovules, mais il s'agit de recommencer à une saison suivante, et de pouvoir consacrer plusieurs années pour obtenir un matériel convenable.

Nos observations nous ont appris que, depuis la déhis-

cence folliculaire jusqu'à la ponte proprement dite, il ne s'écoule qu'une vingtaine d'heures, en moyenne, chez les différentes espèces que nous avons étudiées. Mais de ces vingt heures, il n'y en a guère que cinq ou six qui soient consacrées à l'expulsion des globules polaires, à la fécondation, à l'apparition des premiers plans de segmentation. Il importe cependant de capturer l'oiseau pendant ce court espace de temps.

On peut procéder de deux manières : sacrifier à tout hasard un oiseau pris à l'époque de la ponte, ou bien rechercher si, chez un oiseau tenu en captivité, il est possible de reconnaître le moment où la déhiscence folliculaire se fait, grâce à des signes spéciaux.

Dans ce but, nous avons mis en observation des oiseaux de basse-cour. La Poule (Gallus domesticus, surtout les variétés naines) semblait tout indiquée pour ce genre de recherches ; mais, disons-le de suite, les résultats n'ont pas répondu à notre attente. Voici pourquoi : le nombre de ces volatiles que nous avions à notre disposition, était malheureusement limité en raison de leur prix élevé. Il ne s'agissait donc pas de les sacrifier au hasard, sans avoir la garantie de trouver des œufs aux stades intéressants. On peut prévoir l'instant où un œuf quitte l'ovaire pour entrer dans l'oviducte, mais cette détermination n'est qu'approximative et une erreur de quelques heures fausse tous les résultats. Cette erreur est, d'ailleurs, fréquente en l'espèce, et elle ne nous est arrivée que trop souvent.

On sait que l'oviducte ne contient, en général, qu'un seul œuf à la fois ; un nouvel œuf ne peut y entrer qu'après la sortie de celui qui le précédait.

Or, nous nous sommes demandé si, chez une Poule pondant tous les jours, la ponte externe ou ponte proprement dite ne correspond pas à la ponte ovarique ou déhiscence folliculaire de l'œuf suivant. Il existe un phénomène analogue chez les mammifères ; la mise-bas coïncide avec une période de rut (Souris blanche, Cobaye, Lapin).

Nous avons donc fait surprendre autant que possible l'instant de la ponte, chez des poules tenues en captivité ; déterminer cet instant d'une façon précise est impossible. Aussi nous nous contentions de noter le moment où l'oiseau quitte le nid, pour le sacrifier ensuite à des intervalles déterminés. Malgré une observation rigoureuse, nous ne sommes jamais parvenu à obtenir, de la sorte, un stade déterminé que nous avions escompté d'avance. Si donc entre les deux phénomènes, ponte externe et déhiscence folliculaire de l'œuf suivant, il existe une coïncidence, celle-ci n'est guère très exacte, et un retard de quelques heures se constate couramment.

Le Pigeon domestique (Columba livia) se prête mieux à ce genre de recherches. En raison de son prix, plus modique, il est possible d'en sacrifier un plus grand nombre.

Cet oiseau pond, d'ordinaire, deux œufs, rarement trois. Nous avons fait abstraction du premier œuf ; nous nous sommes contenté de faire surveiller l'instant où il était pondu, en vue de récolter le second, qui suit le premier à un intervalle relativement fixe.

Le Pigeon a servi à l'important travail de HARPER : « The fertilization and early development of the Pigeons egg ». Cet auteur calcule minutieusement la durée des différents stades de l'évolution ovulaire.

Comme point de départ, il choisit le moment de la copulation et de la fécondation ; à partir de cette dernière, sept à neuf heures s'écoulent pour la formation du premier fuseau de maturation, dix à douze heures pour l'apparition du premier plan de clivage. Nous estimons ces données comme assez arbitraires ; l'auteur avoue, du reste, que la copulation peut se répéter. Comment reconnaître alors l'instant précis de la fécondation ? D'ailleurs, ces idées de HARPER ne concordent pas avec celles du public, des amateurs de pigeons spécialement.

L'accouplement n'est pas un critérium certain pour la détermination de l'heure de la ponte. Nos observations con-

cordent, en général, avec les règles suivantes, extraites d'une brochure à l'usage de certains professionnels, très bien placés pour avoir des idées exactes au sujet de la périodicité des phénomènes en question.

La ponte des œufs se fait à un intervalle d'environ vingt-quatre heures. Celle du premier œuf a lieu généralement entre seize et dix-huit heures, et celle du second, le lendemain, entre douze et seize heures.

L'incubation commence après la ponte du second œuf et dure dix-sept jours en été, dix-huit jours en hiver. Il s'agit évidemment du pigeon voyageur ; probablement l'auteur américain a-t-il étudié d'autres variétés.

Voici, en quelques mots, comment nous avons procédé : le moment de la ponte du premier œuf étant exactement noté, nous sacrifions l'oiseau en vue de récolter le second œuf, deux, quatre, six, etc., heures après. En opérant de la sorte, il nous est arrivé d'atteindre approximativement le stade désiré : œuf ovarique, œuf d'un follicule en voie de déhiscence, œuf mûr, œuf en voie de segmentation.

Nous avons étudié surtout des petits oiseaux, dont les œufs, de moindre volume, se manipulent plus facilement. Ce matériel nous a donné des résultats plus satisfaisants.

Tout d'abord les deux variétés d'Hirondelles des environs de Gand : Hirundo communis, l'Hirondelle de campagne, et Chelidon urbica, la petite Hirondelle des villes, à ventre blanc. La première nous arrive vers la mi-avril ; elle niche, comme on sait, sous les plafonds des écuries et des étables. La seconde fait son apparition au mois de mai, elle construit son nid au grand air, sous les corniches et les toits.

Ces oisillons sont très nombreux dans nos contrées ; dès les premières semaines de leur arrivée, la ponte et la couvée commencent. Chaque couple niche, en moyenne, deux fois, rarement trois fois en une saison. Il importe que le moment de la capture des oiseaux coïncide avec l'époque de la ponte. Une fois cette dernière commencée, elle se continue, d'ordinaire, tous les jours jusqu'à concurrence de quatre à six

œufs. Au prix de beaucoup de sacrifices, on tâche d'obtenir des exemplaires à la période désirée, c'est à dire pendant les jours de ponte.

On laparotomise à tout hasard les oiseaux ainsi obtenus et on a la chance de trouver des œufs aux stades intéressants.

Si les Hirondelles constituent un matériel précieux, il n'en est plus de même des autres oiseaux tels que : Moineau domestique (Passer), Pinson (Fringilla), Merle (Turdus merula), Mésange (Parus major), Roitelet (Regulus cristatus), etc. que j'ai eu la bonne fortune de recueillir.

Le Moineau surtout, si commun, et à première vue prédestiné pour notre étude, est presque impossible à obtenir. Beaucoup plus farouche d'instinct, dès qu'il se sent observé, il abandonne le nid. Le hasard permet parfois de mettre la main sur des femelles, au nid, pendant les heures de ponte, ou d'en obtenir, prises au piège ou abattues au fusil.

Mais cette récolte du matériel est toujours une besogne ingrate ; elle exige de la part de tiers profanes beaucoup de bonne volonté, beaucoup de ténacité, choses que l'on parvient rarement à encourager.

L'ovaire d'oiseau est un organe ordinairement unique. Il est situé à gauche, sous le diaphragme, où il apparaît sous la forme d'une languette blanchâtre ou de couleur plus ou moins jaune, contrastant nettement sur le fond d'un rouge sombre du corps de Wolff.

Rarement il existe un ovaire droit ; j'en ai observé trois exemples. Ils se rapportent tous à des individus très jeunes. Ils renfermaient des ovules rares, en voie d'atrésie manifeste.

L'oviducte est un organe tubulaire, entortillé, long de dix à vingt centimètres suivant les espèces ; il se congestionne et augmente considérablement de volume aux approches de la période de reproduction. Le premier segment ou pavillon de la trompe embrasse l'ovaire ; il est très large et à parois tellement minces, qu'une fois étalées et distendues par la chute ovulaire, elles se rompent généralement au moment

de la dissection. Dans ce cas, l'œuf coule véritablement dans la cavité péritonéale entre les anses intestinales qui le dépriment. Aussi, faut-il beaucoup de prudence pour le recueillir en ce moment ; l'enveloppe ovulaire se brise presque fatalement et le précieux ovule est perdu.

J'ai obtenu à deux reprises un œuf d'Hirondelle à ce stade, un troisième s'est rompu.

Le tiers supérieur de l'oviducte sécrète de l'albumine en petite quantité ; l'œuf y progresse sous l'impulsion d'un péristaltisme lent, visible au moment de la laparotomie.

Dans le segment moyen l'œuf paraît séjourner plus longtemps. Aussi, bien souvent, trouve-t-on l'ovule dans cette portion de l'oviducte où l'albumine est abondamment sécrétée.

Vers le tiers inférieur de l'oviducte l'œuf se revêt de sa membrane coquillière.

Dès l'apparition de cette membrane, la cicatricule est segmentée en blastomères nombreux ; il est déjà fort difficile de déterminer leur nombre.

A la simple inspection de l'oiseau capturé, il est possible de dire si l'oviducte renferme un œuf. Dans ce cas l'abdomen est fortement saillant. Nous administrons à l'oiseau des vapeurs de chloroforme et incisons la paroi abdominale sur la ligne médiane. L'oviducte apparaît alors d'emblée, refoulant les organes splanchniques ; sa couleur est d'un blanc-mat caractéristique. Ensuite nous excisons le fragment d'oviducte, tuméfié par son contenu et préalablement isolé entre deux ligatures ; nous l'immergeons directement dans la liqueur fixatrice, et incisons délicatement sa paroi au sein du réactif, de façon à mettre l'œuf à nu. Celui-ci est débarrassé au moyen d'un pinceau très doux de la couche plus ou moins épaisse d'albumine qui le recouvre, après section préalable de la membrane coquillière, s'il y a lieu.

A ce moment, d'autres difficultés surgissent, difficultés de technique histologique.

La fixation de l'œuf doit être rapide ; son durcissement

presque immédiat s'impose car, sous l'influence de son poids, son contenu s'étale rapidement et provoque la déchirure de la membrane vitelline, extrêmement mince. Dans ces conditions tout le vitellus se répand et l'œuf ne peut servir à l'examen microscopique. Après avoir essayé de nombreux fixateurs et essuyé plus d'un déboire, nous avons choisi définitivement la liqueur de Bouin à base de formaline et d'acide picrique.

Elle fournit des résultats très satisfaisants, surtout pour la fixation des œufs ayant atteint un volume relativement grand ; dans ce dernier cas elle est presque indispensable, et aucun autre réactif ne peut lui être préféré. Pour des ovules plus jeunes, à vitellus peu abondant (moins de un centimètre de diamètre), nous avons employé toute la série des fixateurs classiques : liqueurs de Müller, de Zenker, de Tellyesniczky, de Perennyi, solutions de sublimé acétique, de sublimé à 2 %, etc. Nous avons fait toujours usage des mélanges à base d'osmium, selon les formules de Lindsay, de Hermann, de Flemming, cette dernière à concentration forte. Nous nous sommes servi surtout de la méthode de Benda et, dans ces derniers temps, de la formule de Meves, grâce à laquelle les auteurs (Meves, Duesberg, Hoven) mettent en évidence dans les blastomères du Poulet, des chondriokontes et des formations fibrillaires. Cette technique, supérieure peut-être à toutes les méthodes osmiées, lorsqu'il s'agit d'ovules jeunes et pauvres en vitellus, n'est guère applicable à des œufs volumineux. Une fois la segmentation établie, on peut, il est vrai, détacher l'aire embryonnaire du jaune sous-jacent, et fixer celle-ci isolément. Mais il n'est guère possible d'enlever de la même façon la cicatricule délicate d'un œuf non segmenté. Quant à traiter « in toto » un œuf d'oiseau par un fixateur osmié, l'on ne peut guère y songer ; en quelques instants l'on obtient une masse noire, extrêmement friable, qu'il n'est guère aisé de manipuler ultérieurement.

Nous avons traité beaucoup de jeunes ovaires par la formaline-acide osmique, d'après la méthode de Golgi et

Kopsch, modifiée par Sjövall ; nous aurons à revenir sur celle-ci au cours de notre étude.

Après un durcissement convenable d'une douzaine d'heures dans le liquide de Bouin, nous excisons, des grands œufs ovariques et des œufs récoltés dans l'oviducte, la cicatricule avec une très mince couche de vitellus sous-jacent, dans le but de favoriser l'imprégnation parfaite de la pièce. De très rares œufs ovariques de Passereaux ont été fixés et coupés en entier, après un enrobage réussi, lequel, du reste, s'obtient difficilement. En effet, la masse de vitellus, au contact des liquides déshydratants, se durcit d'une façon extraordinaire ; elle acquiert finalement une véritable consistance de pierre, que le rasoir ne parvient, bien souvent, pas à vaincre. Le passage préalable, durant quelques jours, dans l'alcool à 70° légèrement iodé, comme il est de tradition de le faire au laboratoire d'histologie de Gand, ramollit considérablement les pièces, et est en même temps un excellent mordançant ; son usage est fort recommandable.

Nos pièces sont toutes enrobées, grâce au sulfure de carbone, dans la paraffine dure (55°) pure. Elles sont coupées au microtome Schanze-Miehe à 2 ou à 5 μ d'épaisseur.

Nous avons employé pour nos préparations, outre les colorations ordinaires, les méthodes les plus différentes, renseignées dans la littérature histologique. Aucune « Dotterfärbung » ou coloration élective des boules vitellines par des procédés spéciaux (carmins, cochenille, etc.) ne nous a donné de résultats satisfaisants.

Parmi ces méthodes, celle de Peter colore admirablement bien les globules vitellins ; mais le domaine nucléaire ne se différencie pas suffisamment. Le but principal du procédé n'est donc pas atteint : car on lui demande d'établir un contraste net entre le noyau et les boules vitellines voisines. Or, tous deux prennent intensément les couleurs basophiles, et il n'est guère possible de les différencier.

Dans cet ordre d'idées, le carmin employé d'une façon spéciale peut rendre service. Nous avons couramment

combiné, soit au carmin boracique, soit au carmalun de Mayer, la coloration à l'orange G. de Grübler. Cette dernière couleur teint les boules vitellines en jaune intense ; les granulations ou les segments chromatiques nucléaires gardent la coloration rose du carmin. On obtient, de la sorte, une double coloration de contraste, malgré le peu de vigueur des teintes. Elle nous a permis de décéler ainsi des territoires nucléaires, à chromosomes sous forme de boules, que la coloration ultérieure de la même coupe par l'hématoxyline au fer nous a montré avec toute la netteté désirable. Sans cette coloration préalable au carmin-orange, grâce à laquelle on est renseigné exactement sur le siège du noyau, il est souvent impossible de retrouver un petit fuseau de maturation au milieu des boules vitellines, colorées également en bleu intense par l'hématoxyline. La coloration à l'hématoxyline ferrique, d'après M. Heidenhain, fut toujours notre méthode de choix. Après les fixateurs osmiés nous avons utilisé encore la double coloration à la safranine et vert lumière, au violet-cristal et sulfalizarine, etc., etc.

CHAPITRE II.

Historique et Bibliographie.

a) Transformations nucléaires.

Nous nous bornons, dans cet exposé bibliographique, à analyser les observations portant exclusivement sur la vésicule germinative des oiseaux : observations fort peu nombreuses et très incomplétes.

Sans doute, il serait intéressant de jeter un coup d'œil sur l'évolution nucléaire de l'œuf dans les groupes voisins, qui offrent avec les oiseaux tant de points de ressemblance ; mais pareille digression nous entraînerait trop loin.

Certains travaux n'ont guère qu'un intérêt historique. Les anciens embryologistes : Cramer (7) en 1868, Von Brunn (51) en 1882, Legge (28) en 1887 ne sont pas parvenus à voir un stade déterminé de la prophase de la première mitose maturative au sein de la vésicule germinative d'un ovule d'oiseau. Holl (22) en 1890, le premier, étudie surtout la structure et les transformations nucléaires pendant la période de croissance de l'œuf de la Poule. Il commence sa description par un noyau ressemblant assez bien à celui désigné, plus tard par D'Hollander, sous le nom de « noyau du type j ».

Aux dépens d'un cordon chromatique qui se fragmente ensuite, se forment des chromosomes « plumeux » décrits plus tard chez les Sélaciens, les Amphibiens, les Poissons osseux, les Reptiles. Les segments chromatiques, constitués par des bâtonnets transversaux, se continuent à l'intérieur du suc nucléaire par des rayons de structure identique. Sous l'influence de la fragmentation des segments nucléiniens et de leurs rayons, apparaissent, dans le suc nucléaire, des granulations chromatiques. Quand l'ovule atteint trois centimètres de diamètre, il n'existe plus de chromosomes ; ils

sont désagrégés en granulations fines. Dans les œufs de quatre centimètres de diamètre, il voit apparaître six bâtonnets nucléiniens vers le bord de la vésicule germinative.

D'HOLLANDER (9), en 1903, étudie l'oocyte dès son origine; il relate les modifications nucléaires, étape par étape, et retrouve, chez les oiseaux, les principaux stades décrits chez les mammifères par VON WINIWARTER (55). Ces recherches sur la structure de la vésicule germinative de l'oocyte jeune, constituent la partie principale de son ouvrage. Nos préparations d'oiseaux, aux stades de la vie embryonnaire et de la vie post-embryonnaire, nous ont permis de contrôler les résultats intéressants de cet auteur. Nous pouvons confirmer ceux-ci pour tout ce qui regarde la période du début de l'ovogenèse : le stade de l'ovule « extra-folliculaire » de D'HOLLANDER. Nous tâcherons de compléter plus loin ses données concernant la première apparition du deutoplasme.

Quant à la période « intra-folliculaire » l'auteur, dans un addendum à son ouvrage, l'esquisse à grands traits; cette étude n'entre pas, du reste, dans le cadre qu'il s'est primitivement tracé, aussi est-elle incomplète. Il distingue quatre stades ultérieurs, résultant de la transformation de son noyau du type *j*:

1) Ce noyau à peine modifié, accru de volume, possédant un nucléole chromatique volumineux, excentrique, et un appareil chromatique formé de losanges reliés.

2) Les filaments nucléiniens du losange s'épaississent et engendrent des boyaux chromatiques variqueux ; ce processus débute au centre du noyau et s'étend vers la périphérie.

3) Les segments chromatiques ont acquis une épaisseur uniforme, et dès ce moment le caryoplasme se charge de grains nucléiniens ; il apparaît autour du noyau une membrane à double contour. Elle est représentée par une membrane cytoplasmique interne, très nette, à double contour, et une membrane très fine, plutôt une pellicule à contour simple, une condensation du suc nucléaire périphérique.

4) Le noyau « barbelé » de HOLL en voie de formation, dont la genèse n'est pas éclaircie.

Grâce à ses recherches, D'HOLLANDER démontre la persistance des anneaux chromatiques au stade du « pseudoréticulum », au stade même du « noyau aux anneaux d'aspect plumeux, barbelés ».

Mlle LOYEZ (30), en 1906, étudie différentes espèces d'oiseaux. Elle signale pour chacune des stades très intéressants, mais, chez la Poule seule, elle décrit une série de six phases successives, à partir du cordon chromatique plus ou moins fragmenté accompagné de quelques petits nucléoles, jusqu'à une période rapprochée de la maturation :

1) Le noyau renfermant un cordon nucléinien extrêmement long, replié sur lui-même, pelotonné de manière à former des anses qui se croisent et qui s'enchevêtrent. En se fragmentant le cordon engendre des séries d'anneaux ou de losanges, interprétés faussement par D'HOLLANDER comme résultant d'un dédoublement longitudinal partiel du spirème primitif. L'auteur nie la présence du gros nucléole décrit par ce dernier, mais signale l'existence de plusieurs petits nucléoles. Le suc nucléaire est granuleux et se colore faiblement par la safranine.

2) Le noyau barbelé de HOLL en plein épanouissement. Les nucléoles colorables par la safranine se résorbent dans le suc nucléaire. Les chromosomes se réduisent de volume et pâlissent. Le caryoplasme devient très granuleux, safraninophile. A ce moment l'auteur observe autour du noyau deux membranes analogues à celles décrites par D'HOLLANDER.

3) Les chromosomes barbelés deviennent de moins en moins visibles par suite de leur fragmentation et de leur désagrégation en grains ; ceux-ci se réunissent ensuite pour former des chromosomes nouveaux. L'auteur ajoute expressément : « ici il n'y a aucune formation de nucléoles ».

4) Les nouveaux chromosomes, en forme d'anses contournées, se rapprochent du centre de l'aire nucléaire.

5) Chaque chromosome se pelotonne en une masse chromatique irrégulière ; tous se disposent suivant une ellipse

vers le milieu de la vésicule germinative. Autour de cette zone centrale existent de petits nucléoles qui ne tardent pas à disparaître.

6) Enfin les pelotons reprennent leur forme d'anses, de cordons plus ou moins longs ou d'anneaux. Nucléoles et grains ont disparu ; ces derniers sont expulsés du noyau.

Enfin, plus récemment, SONNENBRODT, dans son ouvrage sur « Die Wachstumperiode der Oocyte des Huhns », reprend l'étude de l'accroissement en entier. C'est l'étude de D'HOLLANDER et de LOYEZ refaite à nouveau. Il décrit douze stades pour la période d'accroissement. Nous n'avons pas l'intention de nous occuper de la première période ; nous tenons cependant à déclarer que, malgré les critiques de SONNENBRODT au sujet des recherches de D'HOLLANDER, en nous basant sur nos préparations très nombreuses, nous pouvons confirmer les résultats obtenus par ce dernier.

Nous admettons donc ses noyaux des types *a*, *b*, etc., correspondant aux noyaux que VON WINIWARTER (55) et, après lui, d'autres auteurs ont appelés protobroques, etc. D'ailleurs, l'étude de l'oogenèse de la plupart des vertébrés et des invertébrés a mis en lumière une série de stades semblables. Quant à la période intrafolliculaire, SONNENBRODT, en tenant compte des transformations de la nucléine, distingue les sept phases successives suivantes :

VI. *Veranderung des Kernsaftes.* Il s'agit d'un type de noyau analogue au type *j* de D'HOLLANDER, qui se charge de granulations chromatiques. Entretemps, le réticulum nucléaire s'épaissit.

VII. *Zerfall des Kernkörperchens.* Le nucléole volumineux, admis précédemment, dégénère, subit une désagrégation (Auflösung) au sein du suc nucléaire.

VIII. *Umbildung der Chromosomen in Chromatinfadenstränge.* Ce sont les noyaux barbelés de HOLL; ils apparaissent sous deux aspects successifs : aspect de streptocoques alignés et d'écouvillons.

IX. *Zerfall der Chromatinfadenstränge.* Les chromosomes

ont totalement disparu : « von Chromosomen zeigt sich nichts ». Durant ce stade bizarre les granulations se rangent régulièrement en traînées parallèles dans l'aire nucléaire.

X. *Nukleolenbildung.* Les nucléoles naissent, d'après l'auteur, aux dépens des granulations chromatiques, par augmentation de volume.

XI. *Neubildung von Chromosomen.* L'auteur admet la genèse de ces chromosomes aux dépens des nucléoles.

XII. *Umbildung der Chromosomen in Öse.* Ces chromosomes en anse sont les derniers stades observés par l'auteur.

Comme on le voit, les recherches ci-dessus rapportées s'arrêtent à des stades plus ou moins éloignés de l'apparition du premier fuseau de maturation.

De leur analyse succincte se dégagent les faits suivants, sur lesquels l'accord semble exister : d'abord l'apparition, aux dépens d'un spirème épaissi, de noyaux barbelés ou plumeux, et la disparition totale de ces derniers ; ensuite la genèse ou la néoformation d'éléments chromatiques nouveaux, contournés en anses, dont le sort ultérieur demeure inconnu.

b) Transformations vitellines.

1. *Le corps vitellin.*

La véritable signification du corps vitellin n'échappe plus à personne, semble-t-il, à l'heure actuelle. Il serait superflu de rappeler à ce sujet les controverses auxquelles cette question donna lieu, depuis qu'elle fut soulevée en 1845 par von Wittich.

Depuis cette époque, de nombreux auteurs ont signalé, dans le vitellus des jeunes ovules d'oiseaux, la présence de formations spéciales, en général plus colorables que le cytoplasme voisin, sous le nom de corps vitellin de Balbiani. Nous citerons surtout : Coste (6) 1853, Gegenbaur (15) 1868, Balbiani (1) 1879, Schaefer (40) 1880, Henneguy (20) 1893, Mertens (33) 1893.

D'HOLLANDER (9) a démontré, dans le cours des années 1902, 1903, 1904, que toutes ces formations diverses correspondent en réalité, les unes au corps vitellin proprement dit, les autres à la couche vitellogène ou palléale, circonscrivant ce dernier.

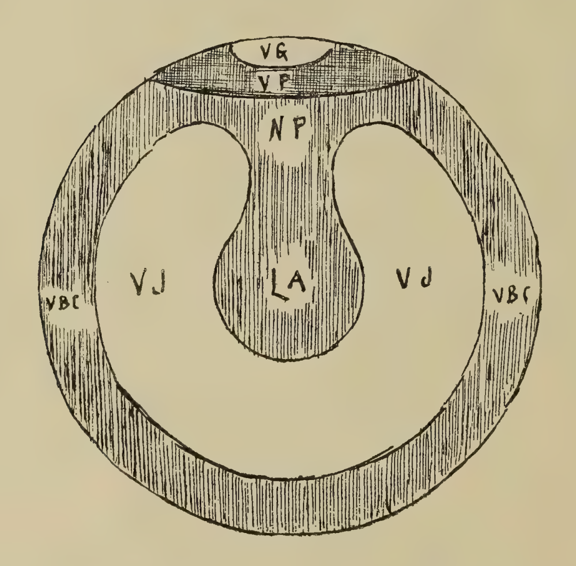
Conformément aux recherches de VAN DER STRICHT sur l'œuf des mammifères, D'HOLLANDER constate, dans l'œuf ovarique extrafolliculaire des oiseaux, un corps vitellin représenté par une véritable sphère attractive (MERTENS), entourée d'une zone compacte vitellogène, au sein de laquelle il observe, chez la Mésange (1902), des filaments et des corpuscules analogues aux pseudochromosomes. Dans sa note parue dans la « Bibliographie anatomique », il décrit la zone palléale d'oogonies et d'oocytes, provenant d'un embryon de Poulet de dix-neuf jours, comme formée d'éléments de nature spéciale. Ceux-ci » se présentent sous forme de filaments d'une finesse extrême » et parfois légèrement granuleux ; ils se colorent en bleu » foncé par l'hématoxyline ferrique, et s'enchevêtrent dans » les sens les plus divers. » L'auteur considère ces filaments comme représentant les pseudochromosomes de M. HEIDENHAIN et de O. VAN DER STRICHT. C'est donc à lui que revient le mérite d'avoir, le premier, observé et décrit des formations identiques à celles signalées depuis 1907 par MEVES (33) chez les oiseaux sous le nom de « chondriokontes ». Ces éléments sont représentés dans les figures accompagnant le texte de sa note ; ils ont été reproduits aussi par E. DE SOMER (8) en 1905, dans sa figure 1, représentant un oocyte de Poule de cinq mois. D'HOLLANDER les reproduit encore dans sa figure 3 accompagnant sa note, parue dans les comptes-rendus du Congrès des anatomistes tenu à Halle en 1902.

MEVES (33) les définit en 1907 chez le Poulet et le Cobaye: « ....als Fäden, welche in ihrem ganzen Verlauf gleich dick » sind. Die Stäbe oder Fäden lassen eine Zusammensetzung » aus Einzelkörnchen, die durch weniger stark färbare Zwi» schenglieder verknüft sind, nicht erkennen, sondern sind, » allen Anschein nach, in ganzer Länge homogen.... » (p. 401).

2. *Le vitellus.*

La genèse du vitellus formateur et du deutoplasme de l'œuf d'oiseau est incontestablement provoquée par une foule de transformations successives, relativement simples dans le jeune oocyte, mais beaucoup plus compliquées dans les stades ultérieurs et terminaux de l'accroissement.

Dans la plupart des traités d'embryologie, l'œuf ovarique de Poule, ayant atteint son complet développement, est représenté par une cellule immense (voir schéma ci-contre),



formée par un disque germinatif au pôle animal et une masse de deutoplasme, ou vitellus nutritif, constituant la presque totalité de l'œuf. Le disque germinatif ou cicatricule, est représenté par la vésicule germinative (*VG*) entourée d'une couche de vitellus plastique (*VP*). Une minime partie du vitellus nutritif est blanc ; elle engendre une zone mince corticale (*VBC*), entourant le vitellus jaune central (*VJ*), et est épaissie en dessous du disque germinatif (noyau de Pander) (*NP*) qui se prolonge vers le centre de l'œuf sous l'aspect d'un cordon épais, renflé à sa partie libre sous forme de

massue : le latebra de Pürkinje (*LA*). Le vitellus jaune constitue la plus grande partie de l'œuf et est surtout abondant du côté du pôle végétatif, opposé au pôle animal. Autour de la cellule existe une membrane vitelline, très fine.

La vitellogenèse ou la formation de toutes ces couches, du vitellus formateur, du vitellus jaune et du vitellus blanc, débute dans l'oocyte jeune et continue pendant toute la période de l'accroissement de l'œuf.

La question à résoudre, ou le problème de la vitellogenèse, exige une étude approfondie de toutes les transformations cytoplasmiques et vitellines durant cette longue phase ; elle exige une analyse détaillée de l'apparition de toutes les couches ou zones différentes, apparaissant successivement au sein du vitellus. Elle exige la mise en lumière des principaux facteurs intervenant dans la formation et les transformations de chaque couche, en tenant compte surtout de la genèse du vitellus formateur et du vitellus nourricier. Comprise de cette manière, cette étude systématique n'a été entamée par personne.

Les parties constituantes, essentielles, de l'œuf ovarique d'oiseau complètement développé, ont été découvertes par une série d'auteurs, parmi lesquels nous devons citer avant tout: Pürkinje (40) 1835, Pander (36) 1817, von Baer (48) 1828. Successivement ces embryologistes ont mis en lumière la vésicule germinative, la cicatricule (couche proligère ou cumulus), le noyau de Pander, le latebra de Pürkinje, ces deux dernières formations étant réunies par le canal vitellin.

Schwann (44) reconnaît, le premier, la vraie signification de l'œuf des mammifères, représenté par une vraie cellule ; mais il ne peut se prononcer sur la nature des sphères granuleuses du jaune de l'œuf d'oiseau.

D'après R. Wagner (57) les petites masses granuleuses du jaune et les vésicules transparentes du centre sont de vraies cellules. La vésicule germinative a la même signification.

Coste (6) a démontré que les vésicules vitellines ne représentent pas de vraies cellules.

D'après M. H. MECKEL (31) le latebra de Pürkinje correspond seul à l'œuf des mammifères.

LEUCKART (29) donne une définition assez exacte de l'œuf des oiseaux dans les termes suivants : « L'œuf est morpho- » logiquement une cellule, la membrane vitelline est la mem- » brane cellulaire ; le vitellus représente le contenu de la » cellule, et la vésicule de Pürkinje avec le corpuscule de » Wagner correspond au noyau, pourvu de son nucléole. »

ALEX. HECKER (11) adopte en grande partie les idées de Meckel.

KÖLLIKER (23), en 1854, et ALLEN THOMPSON (47) constatent encore dans le vitellus jaune des oiseaux de vraies cellules. Cette manière de voir est contestée par M. HOYER (19), d'après lequel le vitellus ne contient pas d'éléments de cette nature.

KÖLLIKER (23), en 1861, revient sur sa première opinion. Il considère l'œuf entier comme constitué par une seule cellule, entourée par une membrane vitelline tapissée par la couche épithéliale.

GEGENBAUR (15), en 1861, démontre l'absence de membrane cellulaire autour des jeunes ovules représentés par une cellule unique. L'épithélium folliculaire apparaît plus tard. Le vitellus ovulaire renferme des granules vitellins et de petits globules, qui grandissent et engendrent des vésicules contenant un ou plusieurs corpuscules réfringents, propres au latebra et au canal vitellin, ou bien ils se transforment en vésicules granuleuses, caractéristiques du jaune proprement dit. Au début il existe autour de l'œuf une zone protoplasmique exempte d'éléments réfringents, destinée à former la véritable membrane vitelline. Autour de la vésicule germinative persiste toujours du protoplasme granuleux qui conserve ses caractères primitifs, à granules vitellins petits. Cette zone donne naissance plus tard, avec la vésicule germinative, à la cicatricule.

ED. VAN BENEDEN (59) confirme, en grande partie, les résultats obtenus par GEGENBAUR. Il observe la tuméfaction

et l'accroissement des granules vitellins et leur transformation en vésicules ; il constate, dans un même œuf, toutes les transitions entre les éléments vésiculaires et les granules plus petits. Ces transformations ne se produisent point dans le voisinage de la vésicule germinative ; celle-ci, avec le protoplasme voisin, est refoulée par le jaune et engendre la cicatricule, qui est essentiellement formée de protoplasme et d'éléments nutritifs, de globules vitellins en suspension dans ce liquide.

Waldeyer (56) et Eimer (12) ont démontré les rapports très intimes qui relient l'épithélium folliculaire à la couche superficielle, voisine du vitellus ; dans cette zone s'opère une nutrition très accentuée aux dépens de produits venant de la membrane cellulaire voisine.

Gegenbaur avait déjà attiré l'attention sur l'existence de deux foyers de vitellogenèse, un premier central, un second autour du corps vitellin. Waldeyer, au contraire, attribue une importance plus considérable à l'épithélium folliculaire. Son vitellus principal (Hauptdotter) se formerait aux dépens de granulations protoplasmiques de la cellule-œuf, qui grandissent sous l'influence des sucs nourriciers provenant de l'épithélium folliculaire, tandis que son vitellus accessoire ou blanc (Nebendotter) dérive de grains, provenant des cellules épithéliales et introduits dans le vitellus par l'intermédiaire des prolongements cellulaires (de l'épithélium).

D'après Holl (22) « ....das Grosswerden der Maschen-
» räume und Wachstum der Kügeln beginnt im Innern der
» Eizelle und schreitet gegen deren Umfang fort, ohne ihm
» aber zu erreichen, so das sich eine Rindenschichte (urs-
» prungliches Eiprotoplasma) feinkörnig und feingenetzt, von
» den übrigen weitmaschigen, mit verhältnismässig grossen
» Dotterkörnern versehen Inhalte des Zellleibes absetzt... ».
Dans sa figure II il représente incontestablement, en *Ri*, notre couche mitochondriale et, en *Re*, notre zone corticale compacte en partie transformée en couche vitelline périphérique.

D'Hollander (9) se contente de donner une description

fidèle des parties constituantes des jeunes oocytes, surtout du corps vitellin et de la couche vitellogène mitochondriale.

De Somer (8) analyse quelques jeunes stades ultérieurs de l'œuf de Poule : il attire l'attention sur la désagrégation du croissant vitellogène au profit du vitellus. Les formations mitochondriales s'accumulent bientôt dans une zone corticale du deutoplasme; en même temps, les granulations graisseuses, apparues au pourtour du croissant vitellogène, sont refoulées ensuite vers la région équatoriale de l'œuf et gagnent plus tard le pôle nucléaire où elles engendrent une épaisse couche graisseuse, séparant la membrane vitelline de la vésicule germinative. Aux dépens de cette zone se développe finalement un anneau de granulations graisseuses, occupant la périphérie du vitellus. Toutes ces transformations s'opèrent longtemps avant l'apparition des premières boules vitellines.

Mlle Loyez (30) étudie des stades beaucoup plus avancés. Elle attire cependant aussi l'attention sur la désagrégation de la couche vitellogène : « ....ses débris s'éloignent, ainsi que les corpuscules colorables, vers la périphérie de l'ovule, où ils sont incorporés au protoplasme... » (page 340). N'ayant aperçu aucune trace de granulations graisseuses, à part chez le Bruant et le Loriot, elle décrit l'apparition des premières boules vitellines à quelque distance de la périphérie de l'œuf. Elle distingue, chez les oiseaux, deux foyers de formation d'éléments vitellins : un premier, non pas au centre, mais à quelque distance de la périphérie. Un second se forme plus tard dans les régions corticales du vitellus.

Voici en quels termes l'auteur s'exprime au sujet de la genèse des éléments vitellins : « Comme chez les reptiles, le vitellus nutritif des oiseaux se produit au sein même du protoplasme dont le réseau subsiste. Les éléments vitellins ne paraissent être que des portions de protoplasma contractés et différenciés par l'accumulation de matériaux nutritifs ; la structure de l'œuf devient, par suite, alvéolaire, les sphères vitellines étant contenues dans les alvéoles. Dans les œufs peu développés, ces alvéoles se présentent, en général, vides sur

les coupes, ce qui indique une grande solubilité des éléments vitellins dans les réactifs. Cependant les globules de la région périphérique peuvent résister à cette action ; il n'est pas rare de voir une zone de globules colorables, à quelque distance de la périphérie, alors que ces éléments ont disparu dans le reste de l'œuf. A un âge plus avancé, les éléments vitellins subsistent, même après les traitements ordinaires de la technique microscopique... ».

Ce mémoire est incontestablement le plus récent et le plus important sur la vitellogenèse de l'œuf des oiseaux. Dans nombre de ses figures l'auteur reproduit et décrit des couches qui correspondent à notre zone mitochondriale corticale, notre couche corticale compacte vitelline etc. Malheureusement, la genèse même de ces couches aux dépens des zones préexistantes antérieures de l'oocyte, moins avancé en développement, n'est guère étudiée. De plus, Mlle Loyez paraît attacher une trop grande importance à l'action dissolvante des réactifs. Elle considère plusieurs vacuoles comme formations artificielles, dues à l'action des fixateurs sur les éléments vitellins proprement dits. Or ces vacuoles représentent incontestablement : d'abord des boules de graisse incolores, dont l'auteur ne parle point, ensuite des vésicules à contenu clair, au sein desquelles sont élaborées plus tard des boules vitellines. En résumé, l'auteur méconnaît le deutoplasme graisseux et le deutoplasme vacuolaire.

Harper (18) dans sa figure 4*a* et 4*b* représente un œuf de Pigeon, à vésicule germinative toute superficielle entourée de l'aire germinative (germinal area); mais il ne parle guère des zones vitellines d'aspect différent, visibles dans le dessin 4*a*. Si l'on compare cette figure à nos photographies 60 et 61, pl. VI, on constate que l'œuf de Pigeon montre des images identiques : la zone plastique et l'ébauche du noyau de Pander.

Sonnenbrodt (46) se contente d'étudier les phénomènes nucléaires et ne parle point de la structure du vitellus des oocytes de Poulet en voie d'accroissement.

Recherches Personnelles.

CHAPITRE III.

L'œuf au stade d'accroissement.

§ 1. — Transformations vitellines.

a) Première phase de la vitellogenèse.

Dans un oocyte intrafolliculaire jeune, entouré d'une rangée de petites cellules épithéliales, les éléments caractéristiques d'un deutoplasme ou vitellus nutritif ne sont guère differenciés. La cellule est formée par un noyau excentrique (*vg*) (phot. 30, pl. V) et par une couche vitellogène occupant à peu près la partie centrale du protoplasme ; cette couche est constituée par une accumulation de formations mitochondriales : mitochondries, chondriomites, chondriokontes (pseudochromosomes de D'Hollander), et elle renferme une sphère attractive centrale, le corps de Balbiani.

La zone cytoplasmique périphérique ou exoplasme est représentée par un mitome réticulé, délimitant des espaces très étroits, occupés par un paramitome ou masse interfilaire claire ; les mitochondries y sont plus clairsemées, plus rares. Des granulations ou des boules graisseuses, dont l'ensemble représente la toute première ébauche du deutoplasme proprement dit (c'est à dire des vacuoles et des boules vitellines) apparaissent déjà au stade « extrafolliculaire » ; on les retrouve, en nombre variable d'après les espèces d'oiseaux, au sein du vitellus des jeunes oocytes en question. Les vacuoles et les boules vitellines sont engendrées tardivement, dans des œufs plus développés.

L'étude de cette première phase de la vitellogenèse comprend les modifications des parties constituantes de l'oocyte intrafolliculaire jeune, c'est à dire :

1) le corps vitellin ;
2) la couche vitellogène ;
3) le deutoplasme graisseux.

1) *Le Corps vitellin.*

Conformément à la description de D'HOLLANDER pour les oocytes « extrafolliculaires », et de Mlle LOYEZ pour les ovules plus avancés en développement, le corps vitellin proprement dit est représenté par un corpuscule central (rarement plusieurs) entouré d'une zone foncée circulaire ou ovalaire, la couche médullaire de la sphère (centrosome de BOVERI), autour de laquelle on aperçoit une zone ou une aréole plus claire : la couche corticale.

Au point de vue morphologique, le corps vitellin correspond bien à la sphère attractive de VAN BENEDEN.

GURWITSCH (18) a essayé de démontrer sa genèse aux dépens du centrosome des cellules mères des oocytes de mammifères.

D'HOLLANDER (9) fournit une démonstration plus complète de cette origine centrosomique dans les jeunes ovules d'oiseaux. Après une dernière division mitosique de l'oogonie, le centrosome persiste à côté du noyau en voie de reconstitution et engendre, dans l'oocyte, le corps vitellin proprement dit.

Jusqu'ici personne n'a pu poursuivre cet élément jusqu'au stade de la période de maturation, ni observer sa participation à la genèse de la partie achromatique du premier fuseau de direction. Au début du stade d'accroissement intrafolliculaire le corps vitellin devient moins apparent, et généralement on ne l'aperçoit guère au sein de la couche vitellogène, dont l'épaisseur et les dimensions augmentent considérablement. Cette disparition apparente du corps vitellin résulte tout d'abord de son altérabilité au contact des différents réactifs et aussi de la difficulté de le colorer convenablement par les matières tinctoriales. A mesure

qu'il évolue, le centrosome devient plus pâle et présente moins d'affinité pour les colorants basiques.

De plus son aspect morphologique change, car il se divise incontestablement. Sur des préparations choisies, bien réussies, d'ovaires d'Hirondelles, de Moineaux, etc., âgés de un à trois mois, l'on constate la persistance de toutes les parties constituantes de la sphère attractive au milieu de la zone palléale épaissie. A côté de pareils ovules, on en aperçoit d'autres où le centrosome s'allonge, s'étire et finit par se diviser par étranglement en deux centrosomes dérivés, renfermant eux-mêmes un corpuscule central. Cette division peut se répéter et engendrer trois, quatre éléments semblables au sein de la masse vitellogène.

Dans une note antérieure nous (54) avons reproduit deux ovules de jeune Moineau, fixés par la liqueur de Benda et colorés par l'hématoxyline ferrique (555 diamètres). En *A* l'on voit le corps vitellin unique (*N.V.*) ; en *B* il est divisé en quatre (*N. V.*).

Le corps vitellin se comporte donc chez les oiseaux comme chez les autres vertébrés : sa division en deux, en trois ou en quatre a été décrite par le Professeur Van der Stricht (Femme, Chauve-souris) (52), par Lams et Doorme (Cobaye) (26), par Lams chez les amphibiens.

Il est de règle de ne plus retrouver de traces du corps vitellin dans les ovules plus grands (200 μ). Nous ignorons si sa disparition est totale, ou si nos moyens d'investigation sont insuffisants pour nous le faire découvrir.

2) *La couche vitellogène ou palléale.*

La couche palléale, au contraire, va prendre une importance croissante. Au début de la vitellogenèse elle apparaît nette et compacte. Même après l'emploi de certains fixateurs peu favorables pour l'étude du protoplasme, comme le sont les liqueurs non osmiées en général, elle se montre sous forme d'une masse dense, à peu près homogène, sans structure apparente.

Les liquides à base d'osmium sont indispensables pour mettre en évidence sa structure réelle ; elle apparaît alors formée de granulations plus ou moins fines, individualisées ou réunies en chaînettes et affectant des formes variées : soit celle de grains véritables (mitochondries de BENDA et MEVES), soit celle de filaments homogènes (pseudochromosomes de D'HOLLANDER, chondriokontes de MEVES), etc.

Ces éléments se caractérisent par une affinité très grande pour les matières colorantes : la safranine, le carmin, l'hématoxyline.

Les anciens auteurs mettaient en évidence, à côté de la vésicule germinative, un corps de grandeur variable désigné sous le nom de corps accessoire, le Nebenkern des auteurs allemands, le noyau accessoire des auteurs français. Il est décrit comme affectant une structure homogène et très dense. En réalité, les colorants appropriés décèlent dans ce Nebenkern, c'est à dire notre couche vitellogène, des formations mitochondriales plus ou moins importantes.

Le colorant de choix, spécifique pour mettre en évidence ces éléments, est incontestablement le violet-cristal combiné au sulfalizarinate de soude acide, après l'emploi des liquides fixateurs de FLEMMING, de BENDA, de MEVES. Cette méthode nous a fourni les résultats les plus satisfaisants. Toutefois, nos préparations colorées par l'hématoxyline ferrique ne sont pas moins démonstratives. Enfin, il est possible de mettre en évidence des mitochondries par un procédé très intéressant, par la formaline et l'acide osmique, préconisé par KOPSCH (24) et SJÖVALL (45) pour la recherche, au sein du corps cellulaire, d'un réseau spécial analogue au réticulum de GOLGI des cellules nerveuses.

En appliquant cette méthode à l'étude de l'ovogenèse, nous (54) avons été amené à identifier les mitochondries avec ces formations, désignées par SJÖVALL sous le nom de myélinogènes.

Pour la mise en évidence des mitochondries par cette méthode, il convient de suivre une technique un peu parti-

culière. Nous avons obtenu nos meilleurs résultats en traitant de petits fragments d'ovaire par la formaline du commerce, pendant huit heures. Les pièces ont été lavées à l'eau courante pendant douze heures, puis traitées par une solution d'acide osmique à 2 %, à la température de 37° centigrades, pendant 36 heures. Grâce à cette technique, les éléments mitochondriaux les plus fins apparaissent nets et individualisés, non seulement dans le protoplasme ovulaire, mais aussi dans les cellules folliculaires et les éléments connectifs de l'adventitia. Nous avons reproduit dans une note déjà mentionnée (54) deux ovules (fig. 3 A et B) de jeune Moineau, traités par la méthode de Sjövall, qui montrent très bien les fines granulations myélinogènes du protoplasme, de la couche vitellogène (*C*) et des cellules folliculaires (*EF*) (555 diamètres).

Cette méthode à la formaline-acide osmique est intéressante à plus d'un titre. Elle permet, entr'autres, de tirer certaines conclusions très importantes quant à la nature et à l'origine des mitochondries.

Plusieurs auteurs, parmi lesquels nous devons citer avant tout Goldschmidt, prétendent que l'appareil chromidial ou les éléments mitochondriaux, sont d'origine nucléaire, et résultent d'une émigration de grains nucléiniens, à travers la membrane nucléaire, au sein du cytoplasme de l'ovule.

Mlle Loyez attire l'attention sur un phénomène du même genre à l'intérieur de l'œuf d'oiseau, pour expliquer la présence et l'origine de plusieurs éléments basophiles au sein du vitellus. Nous ne nions point la possibilité d'échanges pareils entre la vésicule germinative et le cytoplasme de l'ovule. Sous l'influence de plusieurs colorants basiques, certaines granulations du cytoplasme se colorent de la même manière que les grains chromatiques du noyau : en rouge vif par la safranine, en bleu foncé par l'hématoxyline ferrique.

Les auteurs en question se basent en partie sur cette réaction pour affirmer l'origine nucléaire des granulations basophiles du protoplasme. Le procédé de fixation à la

formaline-acide osmique colore les granulations mitochondriales myélinogènes en noir intense, et les véritables grains de nucléine propres au noyau restent incolores. La chromatine ou nucléine possède donc une composition chimique bien différente de celle des mitochondries ou formations mitochondriales.

N'ayant point constaté la sortie de ces grains innombrables du noyau et leur pénétration dans le vitellus, nous ne pouvons admettre leur origine nucléaire et sommes forcé de les considérer comme formés sur place au sein du cytoplasme de l'ovule.

Leur genèse proprement dite échappe néanmoins à notre observation. Naissent-ils les uns aux dépens des autres par un processus de division, de fragmentation des éléments préexistants ? Il serait difficile d'apporter des preuves à l'appui de cette opinion. Rien n'empêche d'admettre que les formations mitochondriales naissent sur place par une différenciation spéciale, une espèce de cristallisation au sein des liquides plasmatiques.

D'ailleurs, les oiseaux étudiés possèdent, pour la plupart, des mitochondries très fines, et constituent un matériel plutôt défavorable pour l'étude spéciale et approfondie de ces éléments.

Au début de la période intrafolliculaire, la couche vitellogène est très caractéristique. La photographie 25, pl. V, se rapportant à un oocyte de Poulet de cinq mois, dont l'ovaire a été fixé par la liqueur de Hermann et coloré par l'hématoxyline ferrique, montre en *v* une masse endoplasmique, périnucléaire, constituée par une agrégation de filaments très fins, d'épaisseur uniforme, lisses, ondulés et enchevêtrés, colorés en bleu vif. Par leur ensemble, ils engendrent un amas présentant l'aspect d'un croissant, dont la surface concave circonscrit la vésicule germinative. Ces filaments correspondent incontestablement à ceux décrits par D'Hollander et De Somer sous le nom de pseudochromosomes, par Meves et Duesberg sous le nom de chondriokontes.

Très serrés au niveau de la zone palléale, ils sont éparpillés et plus clairsemés dans la zone périphérique du vitellus, c'est à dire dans l'exoplasme, où ils sont séparés les uns des autres par une masse réticulée, représentée par le mitome et le paramitome de Flemming.

Dans les oocytes du Poulet, la couche vitellogène persiste durant une longue étape et elle augmente même de diamètre à mesure que l'œuf grandit.

Les photographies 26, 27, 28, 37, 38, pl. V, la (*v*) reproduisent (900 diamètres) pour une série d'ovules de plus en plus avancés en développement. Dans la dernière, elle (*v*) atteint incontestablement son plus grand volume et l'épithélium folliculaire (*ef*) cubique, entourant l'ovule, y acquiert une épaisseur assez notable.

Nous retrouvons le croissant vitellogène dans tous les oocytes d'oiseaux examinés à cette phase de leur accroissement : Hirondelle, Moineau, Pigeon. L'étude comparative de cette zone mitochondriale démontre des différences de structure notables d'après les espèces observées.

Chez le Poulet (phot. 25, 38, etc.) elle est formée surtout de pseudochromosomes ou chondriokontes ; chez l'Hirondelle (phot. 37) on aperçoit des mitochondries très fines, sériées en chondriomites ou tassées de manière à engendrer des amas arrondis ou des cordons allongés mitochondriaux.

Chez le Moineau ces grains sont plus petits encore ; les chondriomites et les cordons sont plus minces.

Le Pigeon fournit des images en quelque sorte intermédiaires entre celles propres au Moineau et à l'Hirondelle. Ces différences morphologiques au point de vue de la grandeur, du tassement et de la répartition des formations mitochondriales, doivent avoir une grande importance et une signification réelle pour la détermination des espèces. Dès le début du stade d'accroissement, les caractères anatomiques de l'ooplasme varient d'après les oiseaux, à tel point que nous n'aurions aucune peine à distinguer au microscope, sur des

préparations traitées de la même manière, des oocytes de Poulet, d'Hirondelle, de Pigeon, etc.

Désagrégation de la couche vitellogène. — A mesure que l'ovule grandit, la zone palléale subit des transformations.

Dans les premiers stades du développement de l'oocyte, alors que les contours de la couche vitellogène sont relativement nets (phot. 25), l'on aperçoit au sein de l'exoplasme une foule de chondriokontes ou de mitochondries clairsemés, en général d'autant plus nombreux que l'on examine une région plus rapprochée de l'endoplasme. L'agrandissement graduel du vitellus est provoqué par la présence de mitochondries de plus en plus nombreuses, surtout au niveau de la zone vitellogène, dont le diamètre augmente et dont les parties constituantes se répandent d'une manière uniforme dans l'exoplasme. Les contours de la masse endoplasmique (phot. 27, 38, etc.) deviennent plus vagues ; souvent on aperçoit, autour de cette dernière, un grand nombre de prolongements épais, mitochondriaux, à disposition radiaire, dont les extrémités se perdent au milieu du vitellus voisin, plus pâle.

Cette désagrégation de la couche vitellogène s'opère suivant un processus variable d'après le stade du développement de l'œuf et d'après les espèces. Nous pourrions décrire longuement toutes ces images, mais il suffira de jeter un coup d'œil sur les photographies pour se convaincre qu'en réalité il s'agit d'un envahissement graduel des parties constituantes de la couche palléale à l'intérieur du vitellus périphérique.

Pendant cette dislocation on aperçoit parfois des images spéciales, propres à certaines espèces d'oiseaux. Rares chez le Poulet, l'Hirondelle, le Moineau, elles sont très fréquentes chez le Pigeon. La photographie 42, pl. VI, montre deux ou trois volumineux amas mitochondriaux (*m*) dans un ovule de pigeon.

Ces images dénotent une fragmentation plus grossière de la couche palléale en deux, trois ou plusieurs amas de diamètre variable. La photographie 39, pl. V, montre le com-

mencement de ce processus ; le croissant vitellogène, primitivement unique, se sépare, se scinde en deux îlots (*m*) de volume sensiblement égal.

Des centaines d'oocytes de Pigeon montrent une image caractéristique, assez singulière, que nous n'avons pu retrouver chez aucun autre oiseau. Elle est représentée par une forme spéciale du croissant vitellogène. Celui-ci s'étend, du côté de la périphérie de l'exoplasme, sous forme d'un cordon épais, reliant la vésicule germinative à la membrane vitelline, au niveau de laquelle le cordon s'épaissit en une sorte de massue ou de pied étalé contre la périphérie de l'exoplasme (fig. 2 dans le texte). Ce pédicule mitochondrial se désagrège graduellement dans son segment le plus voisin du noyau; mais en même temps son segment épaissi périphérique se fragmente en plusieurs tronçons vitellogènes périphériques.



Fig. 2.

La résultante de la désagrégation du croissant vitellogène consiste dans la disparition totale de la masse endoplasmique et la genèse d'un vitellus plus uniforme, où toutes les mitochondries sont répandues de la même manière dans toute l'étendue de l'ooplasme. Sur des préparations fixées par le liquide de Flemming et dont les microsomes spécifiques sont à peine visibles, le vitellus affecte partout une structure homogène, à part une zone corticale où sont condensées les boules graisseuses. Dans la photographie 44, pl. VI, d'un

ovule de Moineau, on distingue très bien les mitochondries, extrêmement fines, répandues uniformément (*zmu*) dans tout l'ooplasme.

Cette répartition si uniforme et si régulière des mitochondries ne dure guère longtemps. Des ovocytes à peu près de même volume ou un peu plus avancés en développement montrent deux zones nouvelles :

1) Une zone mitochondriale corticale plus dense, à microsomes spécifiques très serrés et tassés. Cette couche apparaît, dans certains ovules, à un stade plus précoce, même pendant la désagrégation du croissant vitellogène.

Mais elle atteint généralement son complet développement un peu plus tard, quand cette dissociation est entièrement achevée (voir phot. 50, 51,52, pl. VI :*zmc*).

Elle existe aussi dans l'œuf des mammifères et est désignée par Van der Stricht sous le nom de « couche mitochondriale corticale », ébauche du vitellus formateur. Nous la désignerons de la même manière, sans lui attribuer une signification identique, car, chez les oiseaux, il est évident que cette zone ne peut intervenir que partiellement dans la genèse du vitellus plastique.

2) Une zone endoplasmique nouvelle, caractérisée par le tassement des mitochondries sous forme de travées granuleuses, ramifiées et anastomosées, de manière à engendrer un réseau, dont les mailles plus claires sont occupées par un mitome et un paramitome plus ou moins exempts de mitochondries. Cette couche endoplasmique (*zen*, phot. 50, 52, pl. VI) est bien distincte d'une zone exoplasmique (*zex*) plus périphérique, où les grains ont conservé la disposition plus régulière du stade précédent (phot. 51, 52, 53).

A ce stade de l'évolution ovulaire, c'est à dire pendant la désagrégation de la couche vitellogène et même plus tard, quand celle-ci est achevée, certains oocytes d'Hirondelle, fixés par la méthode de Benda, montrent des formations toutes spéciales, que nous n'avons pu observer chez aucun autre

oiseau. Elles consistent dans l'apparition d'îlots très colorables, de volume et en nombre variables, au sein du vitellus. La photographie 36 (700 diamètres), pl. V, montre un amas de ce genre, très grand, irrégulier, constitué par des filaments, de petits bâtonnets innombrables, très réguliers, lisses, enchevêtrés, de même épaisseur dans tout leur trajet. Ils se colorent très intensément par l'hématoxyline ferrique et par la safranine après les fixations osmiées. A première vue, ils rappellent des éléments bacillaires ou bien des cristaux, mais leur ressemblance avec les chondriokontes est si frappante que nous devons les considérer comme tels. On peut les rencontrer à toutes les profondeurs du vitellus, toujours en groupes ou en amas très denses. Mais à des stades ultérieurs de l'accroissement de l'œuf on les trouve éparpillés isolément dans différentes zones du deutoplasme. Comme la photographie 36 le démontre, autour de cet îlot de chondriokontes existe une zone claire, imprégnée d'un liquide abondant, qui nous porte à croire que ces amas sont le siège d'une élaboration très active, ayant pour résultat la genèse du liquide en question. Ces sortes d'amas ou d'îlots vitellogènes interviennent donc dans la production des matériaux, nécessaires à la confection des parties constituantes du vitellus voisin.

Il résulte de cette description du croissant vitellogène et de sa désagrégation que,à partir du stade intrafolliculaire le plus jeune, les formations mitochondriales, en augmentant en nombre, subissent des transformations continuelles et se répandent au sein du vitellus d'une manière très variable d'après l'espèce et d'après le stade du développement de l'ovule. En résumé, il existe, au début, une couche vitellogène périnucléaire, affectant la forme d'un croissant, où les mitochondries sont très serrées, tandis que dans l'exoplasme voisin elles sont beaucoup plus rares. A mesure que l'ovule grandit, la désagrégation de ce croissant s'opère et le nombre de microsomes spécifiques augmente. Le vitellus périphérique et finalement tout l'ooplasme présentent une structure uniforme ; le cytoplasme est parsemé de mitochondries et de

chondriomites régulièrement disposés partout, jusqu'au moment où ces dernières engendrent une zone corticale, mince, à microsomes nombreux et une région endoplasmique, caractérisée par la présence de travées mitochondriales anastomosées et enchevêtrées en réseau.

Avant d'aller plus loin, on doit se demander quel est le facteur qui règle cette disposition, cette genèse des mitochondries. Au microscope l'on découvre des images où ces granulations sont particulièrement nombreuses et augmentent en nombre à mesure que l'œuf s'accroît en volume.

Ces régions semblent représenter de véritables centres de multiplication ; elles sont fixes et ont un siège bien déterminé pour un ovule de même grandeur. Il est évident, a priori, qu'il doit exister une cause, toujours la même, capable de provoquer cette genèse si intense. Sous ce rapport, on constate deux régions privilégiées : la première, la zone périnucléaire, est surtout voisine du corps vitellin proprement dit; la seconde, la couche corticale, est voisine de l'épithélium folliculaire. Quand la première s'efface, la seconde gagne en importance et s'accentue de plus en plus.

Cette première région de prolifération, représentée par la couche palléale, existe seule au stade extrafolliculaire ; elle gagne en importance au stade intrafolliculaire. Elle se développe incontestablement autour du corps vitellin comme centre, celui-ci agissant comme centre directeur, présidant en quelque sorte à l'élaboration des microsomes spécifiques du croissant vitellogène. Mais celui-ci est, d'autre part, en rapport intime avec la vésicule germinative dont il coiffe la plus grande partie de la surface. Il résulte des travaux de plusieurs biologistes qu'il existe des échanges nutritifs entre le caryoplasme et le cytoplasme : ces échanges paraissent appréciables, dans l'espèce, grâce à l'extension du croissant périnucléaire vitellogène.

Donc, le premier centre d'élaboration mitochondriale, voisin du noyau et occupant à peu près le centre du vitellus, semble provoqué surtout par des échanges actifs entre le noyau et l'endoplasme voisin. Sous l'influence du noyau,

il s'organise, autour du corps vitellin, un véritable « protoplasme supérieur » suivant la conception de PRENANT. Toutefois, nulle part on ne peut constater une sortie d'éléments figurés nucléaires, qui représentent des mitochondries. Ces dernières sont des formations cytoplasmiques confectionnées dans l'ooplasme, grâce à des courants liquides émanant de la vésicule germinative.

La seconde région mitochondriale, corticale, succède à la première et persiste pendant très longtemps à tous les stades de la genèse du vitellus. A mesure que l'ovule acquiert des dimensions plus grandes, l'élaboration d'éléments nouveaux gagne en importance dans la zone voisine de l'épithélium folliculaire ou nourricier.

Grâce aux recherches de Mlle LOYEZ et à nos propres observations, on connaît la richesse de ces cellules épithéliales en mitochondries et chondriomites. Ces éléments doivent être considérés comme très actifs au point de vue des échanges entre leur cytoplasme et les liquides nourriciers voisins, d'une part, et des échanges entre ce cytoplasme et le vitellus ovulaire, d'autre part.

Dans une note préliminaire (54) nous avons attiré l'attention sur la structure de cet élément hautement intéressant : la cellule folliculaire. Nous l'avons décrite, autour de l'ovule du follicule primordial à peine constitué, comme une petite cellule, cubique au début, possédant un noyau ovalaire et une masse d'ergastoplasme, myélinogène, « ...en réalité granuleuse, mitochondriale, parce que colorable par le violet-cristal,... elle est intimement en rapport avec le noyau, qu'elle coiffe, et contient, en son milieu, un centre clair renfermant un corpuscule très colorable... » Ainsi constituée, la cellule folliculaire montre donc un semblant de corps de BALBIANI avec toutes ses parties constituantes : couche bordante mitochondriale, centrosome avec centriole. Cette analogie de structure entre cellules folliculaire et ovulaire, qui n'a rien d'étonnant vu la communauté d'origine des deux éléments, se maintient encore un certain temps. On observe, en effet, une désagrégation progressive de la masse mitochondriale

folliculaire. Autour d'un même ovule on peut rencontrer tous les stades successifs de ce processus (voir planche IV, la figure 1 (*ef*) représentant les cellules folliculaires d'un ovule d'Épervier fixé et coloré par la méthode de Benda). Certaines cellules sont totalement envahies de granulations spécifiques : mitochondries (*m*) et pseudochromosomes (chondriokontes).

A un stade ultérieur de leur évolution « ...ces granulations et ces chondriomites sont réunis au pôle opposé de la cellule (fig. 2, pl. IV, *m*), distalement par rapport au vitellus... A ce moment, les cellules sont devenues allongées, à axe perpendiculaire à la membrane vitelline; elles sont piriformes, les extrémités dilatées des unes alternant avec les extrémités rétrécies des autres.

La sphère attractive (*sa*) n'a pas suivi l'ergastoplasme dans son excursion. Elle est restée du côté proximal, en regard du vitellus ; de rares et fines mitochondries la bordent encore... »

Si nous insistons sur la structure de la cellule folliculaire, c'est qu'elle semble avoir une influence capitale sur l'apparition de la zone mitochondriale corticale (*zmc*, fig. 1, 2, pl. IV).

Au fur et à mesure que l'ovule grandit, la couche mitochondriale corticale augmente en importance ; inutile d'ajouter que son apparition ne supprime pas complètement les transformations vitellines centrales et périnucléaires. Ces dernières, beaucoup moins accusées, continuent et persistent durant toutes les phases de la vitellogenèse. Le noyau exerce toujours une influence sur la morphologie des régions centrale et périnucléaire du vitellus. Nous tâcherons de prouver encore mieux ce fait dans la suite ; mais dès à présent nous attirons l'attention sur l'existence d'une zone endoplasmique grossièrement réticulée (*zen*), différente d'une zone exoplasmique, plus uniforme (*zex* : phot. 52 et 53, pl. VI). Dès ce moment l'influence du noyau et celle des cellules folliculaires continuent toujours et provoquent des images et des formations différentes, qui aboutiront à la genèse des parties constituantes de l'œuf entièrement développé.

3) *Le deutoplasme graisseux.*

Une seconde partie constituante du vitellus, au début du stade de l'accroissement ovulaire, est représentée par des granulations et des boules graisseuses. Elles se colorent en noir intense par les fixateurs osmiés et se dissolvent dans l'essence de térébenthine.

Leur genèse coïncide avec celle de la couche vitellogène. On les rencontre déjà, même au stade de l'ovule extrafolliculaire. Conformément aux recherches de De Somer (8) chez le Poulet, les premières boules de graisse apparaissent au pourtour immédiat de la couche vitellogène (phot. 25, pl. V, *g*) ; mais bientôt elles s'accumulent dans des régions plus limitées, latérales par rapport au croissant vitellogène (phot. 26, pl. V, *g*), pour gagner ensuite le voisinage immédiat du segment nucléaire, non garni de la couche palléale (*cgn*, phot. 27 et 38, pl. V). Dans ces dernières figures elles siègent entre le noyau et la membrane vitelline ; elles forment là par leur ensemble un capuchon graisseux, coiffant la vésicule germinative (*cgn*, phot. 38, pl. V). Enfin plus tard ce capuchon de graisse subit une sorte de dislocation : les boules se répartissent le long d'une zone mince et continue, occupant la partie périphérique du vitellus (*cgc*, phot. 41, pl. V).

Nous la désignerons sous le nom de couche corticale granulo-graisseuse (*cgc*) et nous donnerons le nom de capuchon nucléaire granulo-graisseux (*cgn*) à la calotte séparant le noyau excentrique de la membrane vitelline. Les photographies 43 et 44 (pl. VI) montrent les stades successifs de la genèse de la couche corticale graisseuse (*cgc*) aux dépens du capuchon nucléaire granulo-graisseux.

Ce dernier ne disparaît point totalement; il persiste toujours un nombre plus considérable de granulations graisseuses au niveau de la calotte graisseuse.

Les jeunes oocytes de Poulet sont caractérisés par leur grande abondance en graisse. Les autres oiseaux étudiés en possèdent moins, mais on en retrouve toujours en quantité

plus ou moins notable, répartie conformément à la description ci-dessus.

L'apparition des premières boules graisseuses, dans le voisinage immédiat de la couche palléale, justifie bien la désignation de vitellogène donnée à ce croissant; car elle démontre que les premiers éléments deutoplasmiques (graisse) sont en quelque sorte élaborés aux dépens de cette couche périnucléaire.

Nous ne dirons pas que les mitochondries se transforment directement en granulations graisseuses, ni que le suc du noyau et de l'épithèle folliculaire engendre directement des boules de graisse.

Les mitochondries du croissant et de la couche corticale subissent des transformations chimiques et morphologiques, sous l'influence desquelles les gouttelettes graisseuses prennent naissance dans leur voisinage immédiat. Dans le capuchon nucléaire il existe toujours une foule de chondriokontes entre les boules graisseuses, de même qu'entre tous les autres grains de la couche graisseuse corticale et du pourtour du croissant vitellogène.

Aussi devons-nous admettre que les mitochondries représentent un élément morphologique, intermédiaire entre le suc nutritif et la granulation graisseuse.

A l'appui de cette opinion nous pourrions citer différents faits. Déjà en 1897, Van Bambeke (49) en étudiant l'apparition des premières boules vitellines dans l'œuf de Pholcus phalangoïdes démontre que, sous l'influence des granulations du corps vitellin (couche vitellogène), s'élaborent des grains de graisse qui, à leur tour, se transforment et provoquent l'apparition des boules vitellines. Les recherches sur la vitellogenèse de l'œuf des mammifères et d'autres vertébrés, ont mis en lumière des constatations identiques. Mais, dans un autre ordre d'idées, plusieurs auteurs français: Regaud, Policard, Mawas, Mulon, etc. ont démontré que les mitochondries possèdent une composition chimique très voisine de celle de la graisse. Quelques-uns même ont constaté la

transformation directe du microsome spécifique en granulation graisseuse (MULON). L'élaboration des boules de graisse, aux dépens des mitochondries, ne doit donc pas nous étonner, elle est très naturelle.

L'œuf de tous les oiseaux étudiés passe, au début du stade « intrafolliculaire », par une première phase de la période d'accroissement, caractérisée par l'apparition d'un deutoplasme graisseux, disposé d'une manière variable d'après le volume de l'oocyte. La quantité de graisse varie d'après les espèces, probablement aussi d'après l'époque de l'année. Mais quel que soit le nombre des boules graisseuses, celles-ci occupent toujours un siège relativement fixe et invariable pour une étape déterminée du développement de l'oocyte.

L'œuf d'oiseau, arrivé vers la fin de la première phase d'accroissement intrafolliculaire, est représenté par :

Un noyau excentrique, volumineux (*vg*, phot. 41, pl. V ; 43, pl. VI) qui tend à gagner la périphérie du cytoplasme.

Un vitellus relativement uniforme dans sa plus grande étendue. Si les mitochondries sont bien fixées et colorées, on constate qu'elles sont régulièrement réparties partout (phot. 44, pl. VI, *zmu*); mais elles engendrent toujours une zone corticale mitochondriale très dense, dans le voisinage immédiat de la membrane vitelline (phot. 43, *zmc*), en dedans de laquelle existe la couche granulo-graisseuse corticale (*cgc*).

Bientôt après, la couche vitelline centrale uniforme se transforme en une zone endoplasmique, voisine du noyau, (phot. 50, 51, 52, pl. VI, *zen*), caractérisée par le tassement des microsomes en travées anastomosées, et une zone exoplasmique (*zex*) où les grains gardent leur disposition régulière (phot. 51, 52, 53). Notons encore que, chez le Pigeon et surtout chez le Moineau (phot. 43, pl. VI), l'influence de la vésicule germinative se fait sentir sur la zone vitelline endoplasmique, en provoquant l'élaboration de quelques boules graisseuses (*g*) relativement rares.

b) *Seconde phase de la vitellogenèse.*

Première étape.

A) Apparition des premières vacuoles deutoplasmiques.

Jusqu'ici le vitellus de l'oocyte ne renferme guère de vésicules deutoplasmiques proprement dites. Certes, à tous les stades antérieurs, on peut observer dans le cytoplasme des parties plus denses, une sorte de charpente filaire, et des parties moins compactes, plus claires, comprises dans les mailles du mitome. Mais cette espèce de suc, qui imprègne en quantité variable le vitellus, ne représente point les vésicules en question.

Les premières vésicules vitellines font leur apparition dans le voisinage immédiat ou au sein de la couche granulo-graisseuse périphérique. On les aperçoit admirablement bien sur les préparations fixées par les liquides osmiés, entre les boules noirâtres et surtout en dedans de cette couche (phot. 43, pl. VI, *va*, œuf de Moineau : 155 diamètres).

Elles se présentent sous l'aspect de vacuoles très petites, d'un volume moindre que celui des boules graisseuses voisines. Elles renferment un liquide clair, incolore et ne sont guère séparées du vitellus voisin par des formations membraniformes à double contour. Sur les préparations osmiées, traitées par l'essence de térébenthine (phot. 54, *zvc*, pl. VI), il n'est guère possible de distinguer les vésicules en question des vacuoles claires, représentant la graisse dissoute.

L'apparition successive des vacuoles provoque, en dedans de la couche granulo-graisseuse périphérique, une nouvelle zone : la vacuolaire corticale (*zvc*) visible déjà sur la photographie 55 (pl. VI) en dedans des boules noires, où les éléments graisseux empiètent partiellement sur la couche vacuolaire. Sur la photographie 54 (pl. VI), on l'aperçoit aussi en *zvc*; toutefois, la graisse étant dissoute, il est impossible de distinguer nettement les vacuoles vitellines des vésicules de graisse dissoute. Nous pourrions reproduire

par la photographie un grand nombre de figures pour démontrer l'existence de cette couche vacuolaire corticale et son extension graduelle dans la zone exoplasmique, chez tous les oiseaux examinés (*zvc*, phot. 45, pl. VI). Les vacuoles augmentent en volume et en nombre à mesure que l'ovule s'accroît; et elles sont en général d'autant plus grandes qu'elles sont plus voisines des boules graisseuses corticales, d'autant plus petites qu'elles sont plus rapprochées du centre du vitellus. L'étude de leur première genèse et de l'extension de cette zone vacuolaire corticale vers les régions plus centrales, démontre l'activité d'un foyer de vitellogenèse cortical, provoqué par la nutrition intense du vitellus aux dépens des cellules folliculaires.

Mais le second centre de vitellogenèse, prenant son point de départ dans la vésicule germinative pour exercer son influence sur la zone cytoplasmique endoplasmique du stade précédent, ne se montre pas inactif.

Un peu plus tard ou vers la même époque de l'accroissement de l'oocyte, on voit apparaître une foule de petites vacuoles claires au sein de l'endoplasme, dans une région voisine du noyau (*zvi*, phot. 54, pl. VI).

A cet endroit, des boules graisseuses endoplasmiques persistent chez le Moineau (*g*, phot. 43 et 44, pl. VI) et chez d'autres espèces ; ces boules et les vacuoles vitellines s'étendent progressivement du noyau vers les parties centrales de l'œuf.

B) Capuchon nucléaire.

Ces deux foyers de vitellogenèse, cortical et nucléaire, exercent simultanément leur influence sur une zone cytoplasmique étroite, comprise entre la vésicule germinative et la périphérie vitelline.

Aug. MUELLER (35) a attiré l'attention sur un segment vitellin spécial de l'œuf de Petromyzon, occupant un siège identique ; il le désigne sous le nom de « couvercle ».

E. VAN BENEDEN (50) l'appelle « lentille cicatriculaire ».

O. Van der Stricht (52) reconnaît l'existence de cette couche dans l'œuf des mammifères ; elle est caractérisée par la présence d'un très grand nombre de mitochondries serrées et se continue avec la zone corticale du vitellus.

Vers la fin de la première et pendant la seconde phase de la période d'accroissement, l'influence de ce double foyer de genèse du deutoplasme se fait sentir en engendrant, au pôle nucléaire, une multitude de boules graisseuses.

Ce couvercle se voit nettement dans la plupart des œufs d'oiseaux arrivés à cette étape de développement. Nous l'avons déjà désigné sous le nom de « capuchon graisseux nucléaire ».

Tandis que la zone corticale graisseuse persiste avec tous ses caractères propres à la première phase de l'accroissement, le capuchon nucléaire graisseux, compris entre les deux foyers de vitellogenèse, se transforme très rapidement au début de la seconde phase. Les boules graisseuses disparaissent progressivement et en même temps apparaissent, au sein de ce segment vitellin, des vacuoles claires volumineuses. Ce processus débute dans le voisinage de la couche corticale, non loin de la membrane vitelline, et s'étend progressivement vers la vésicule germinative. On constate un fait identique pour la partie latérale de ce capuchon (*cgn*, dans la phot. 44, pl. VI).

Enfin dans la phot. 43, pl. VI, le capuchon nucléaire graisseux est presque complètement transformé. On y constate encore la présence de rares boules graisseuses (*g*), surtout dans le voisinage immédiat de la vésicule germinative et du foyer cortical ; mais la plupart des grains graisseux ont disparu et le couvercle graisseux est, en grande partie, remplacé par un capuchon d'une nature différente, constitué par une multitude de vacuoles deutoplasmiques claires, volumineuses, que nous désignerons sous le nom de « capuchon nucléaire vacuolaire » (*cnv*). Il est représenté, à un très faible grossissement, sur la photographie d'œuf d'Hirondelle 46 (pl. VI, *cnv*).

Si l'intervention des boules graisseuses de la couche corticale est manifeste dans la genèse de la zone vacuolaire périphérique, elle est indiscutable dans celle du capuchon nucléaire en question.

A mesure que les grains noirâtres des préparations fixées aux liqueurs osmiées disparaissent, on constate une augmentation dans le nombre et dans le volume des vésicules claires.

La graisse ne se transforme pas directement en vacuoles ; celles-ci semblent représenter une formation nouvelle, élaborée aux dépens et grâce à l'intervention des boules graisseuses.

Les mitochondries et les différentes zones mitochondriales, décrites au stade précédent, persistent toujours. La zone mitochondriale corticale occupe son siège primitif et se trouve dans le voisinage immédiat de l'épithélium folliculaire (*zmc*, phot. 45, 54, 55, pl. VI) ; elle se prolonge même autour du capuchon nucléaire vacuolaire et sépare ce dernier de la membrane vitelline (*zmc*, phot. 43).

La genèse de la zone endoplasmique vacuolaire (*zvi*, phot. 54, pl. VI) se continue au sein de l'ooplasme, parsemé de quelques boules graisseuses et très riche en chondriomites, tassés sous forme de travées anastomosées.

Il semble que les formations mitochondriales, comme les boules graisseuses, interviennent dans la genèse des vacuoles vitellines ; nous ne pouvons dire s'il s'agit là de transformations morphologiques et chimiques d'un élément dans un autre, ou bien s'il s'agit d'un processus plus complexe dont la nature nous échappe.

Nous venons de décrire la première étape de la seconde phase de la vitellogenèse, caractérisée surtout par la formation du deutoplasme vacuolaire. A la fin de cette étape, l'ovule est constitué par une vésicule germinative excentrique *vg* (phot. 43), occupant le futur pôle animal et séparée de la membrane vitelline par le capuchon nucléaire vacuolaire (*cnv*) entouré de la couche mitochondriale corticale.

La plus grande masse du vitellus montre une série de couches différentes : ce sont, de la périphérie vers le centre :

1) La zone mitochondriale corticale (*zmc*) ;
2) La zone granulo-graisseuse corticale (*cgc*) ;
3) La zone vacuolaire corticale (*zvc*) ;

4) La zone exoplasmique (*zex*, phot. 51, 52) à mailles et travées mitochondriales étroites.

5) La zone endoplasmique (*zen*, phot. 51 et 53) à travées mitochondriales formant un réseau à mailles larges, dont la région la plus rapprochée du noyau montre :

6) La zone granulo-graisseuse périnucléaire (*g*, phot. 44 et 43), qui devient de plus en plus vacuolaire (*zvi*, phot. 54).

La figure schématique A, planche VIII, représente la série successive des couches, telles qu'elles se montrent sur une préparation colorée d'après la méthode de Benda.

Seconde étape.

A) Genèse des boules vitellines aux dépens des mitochondries.

Cette seconde étape de la seconde phase de la vitellogenèse est caractérisée par la genèse des boules vitellines.

Ces éléments apparaissent au début sous forme de granulations relativement petites (*gv*, phot. 45, pl. VI) en dedans de la zone vacuolaire corticale, au sein de l'exoplasme. La photographie 45 les montre très bien dans un œuf d'hirondelle, fixé par le procédé de Benda et traité par l'essence de térébenthine. Toutes les petites boules (*gv*) de cette couche représentent des éléments de cette nature, car les granulations graisseuses ont été dissoutes.

Les plus petites sont des grains, plus volumineux qu'une mitochondrie, mais colorés comme cette dernière en bleu foncé par l'hématoxyline ; elles sont visibles surtout dans la région interne de l'exoplasme. Les plus volumineuses, propres à la partie plus périphérique de cette couche, sont constituées par des granulations colorées en bleu et entourées d'une aréole plus pâle, incolore.

A mesure que l'élément vitellin grandit, la partie centrale colorable augmente en volume, et l'aréole périphérique s'étend et gagne les caractères d'une vacuole claire, réagissant vis à vis des réactifs de la même manière que les vacuoles claires vitellines décrites plus haut.

Il ne peut exister aucun doute quant au siège d'apparition des premières boules vitellines véritables ; elles se montrent dans la couche périphérique de l'exoplasme, dans le voisinage de la zone vacuolaire corticale (*zvc*).

Il est plus difficile de se faire une idée exacte au sujet de la genèse de ces éléments vitellins. Conformément aux images que nous décrirons plus loin, les boules vitellines naissent incontestablement au milieu et aux dépens du liquide renfermé dans les vésicules incolores des différentes zones vacuolaires.

D'autre part, on ne peut nier *la transformation directe des grains mitochondriaux en granulations vitellines* par une simple augmentation de volume et une transformation chimique de leur substance. La mitochondrie absolument basophile vis à vis de l'hématoxyline ferrique, et colorable par le violet de cristal. se décompose en une masse acidophile, l'aréole qui borde la boule vitelline, et une masse basophile centrale, qui n'est plus guère colorable par le violet spécifique.

Les photographies 50, 51 de la planche VI montrent (*gv*) les étapes successives de l'accroissement de la mitochondrie se transformant en boule vitelline (*gv*, phot. 45).

Nous sommes amené de cette manière à admettre, conformément aux recherches de Mlle Loyez chez les Tuniciers (30), une transformation directe des mitochondries volumineuses du vitellus en granulations vitellines.

Les premières boules vitellines de l'oocyte des oiseaux (Hirondelle, phot. 45, pl. VI, Pigeon phot. 50, 51, 52, pl. VI) sont incontestablement d'origine mitochondriale. Elles apparaissent à la fois au sein de l'exoplasme et de l'endoplasme; mais leur volume s'accroît plus rapidement dans cette première zone que dans la seconde. Les premières subissent

l'influence nutritive du foyer cortical périphérique, tandis que les secondes évoluent principalement sous la poussée nourricière du noyau.

A la suite et au moment de l'apparition des premières petites granulations vitellines, les zones vacuolaires (corticale et périnucléaire) s'étendent rapidement ; les vésicules augmentent en nombre et en volume. Bientôt toute la masse vitelline, l'exoplasme et l'endoplasme présentent un aspect franchement vacuolaire.

La photographie 56 (pl. VI) d'un œuf d'Hirondelle (à 350 diamètres) montre cette image : l'exoplasme caractérisé par la présence de vacuoles très larges (*zex*), l'endoplasme étant parsemé de vésicules claires, très nombreuses, mais plus petites (*zen*). Entre les vacuoles existe une charpente parsemée de mitochondries et de quelques boules de graisse. A la périphérie du vitellus persistent toujours la zone mitochondriale corticale (*zmc*), beaucoup plus nette sur la préparation que sur la photographie, et la zone granulo-graisseuse corticale (*cgc*). Les premières granulations vitellines doivent avoir été mal fixées, car elles ne sont visibles ni dans la préparation, ni sur la photographie. Effectivement, ces éléments paraissent très délicats et on ne les aperçoit convenablement que dans les œufs où les mitochondries du vitellus central ont été très bien conservées et colorées.

A ce stade de l'accroissement de l'ovule, une nouvelle couche apparaît, au niveau de la périphérie du vitellus, entre la zone exoplasmique à grandes vacuoles (phot. 56, *zex*) et la couche granulo-graisseuse corticale (*cgc*).

Elle est caractérisée par la présence d'une gangue vitelline très compacte, dense, à boules très fines. Nous la désignerons sous le nom de couche corticale compacte (phot. 56, *ccc*). Elle n'est guère nettement délimitée au moment de son apparition; mais, sur des œufs un peu plus avancés en développement, quand les boules vitellines ont acquis un grand volume, elle devient plus distincte et très apparente. On la distingue assez bien sur la phot. 58, pl. VI, en *ccc*, en dedans de la couche

mitochondriale corticale (*zmc*). Elle remplace en quelque sorte la couche vacuolaire corticale primitive et elle renferme, sur des préparations fixées aux liqueurs osmiées, des boules graisseuses en nombre variable d'après les espèces d'oiseaux. Elle est caractérisée par la présence d'une foule de petites vacuoles claires renfermant une boule vitelline. On aperçoit ces éléments, en *ccc*, sur la phot. 58 et à un grossissement plus faible sur la phot. 47 (pl. VI).

Cette couche corticale compacte représente une formation transitoire ; elle apparaît au début du stade de la genèse des boules vitellines et disparaît en grande partie à une étape un peu plus avancée de la vitellogenèse.

Quoiqu'il en soit, l'existence de cette zone corticale, au milieu de laquelle on aperçoit encore des vacuoles et des boules graisseuses, et où, finalement, s'élaborent des grains vitellins véritables, démontre l'influence directe du foyer cortical (épithélium folliculaire) sur la genèse des boules vitellines.

Durant cette étape, caractérisée par l'apparition et l'évolution graduelle de la zone corticale compacte, l'exoplasme et l'endoplasme ont subi des transformations très intéressantes. La photographie 47, examinée de préférence à l'aide d'une loupe, nous montre la présence de deux couches, une centrale (*zen*) à vacuoles petites et très serrées et une couche excentrique (*zex*) à vésicules plus volumineuses.

A l'intérieur de toutes ces vacuoles, on aperçoit une boule vitelline, d'autant plus grande que la vésicule atteint un plus grand diamètre. Les grains vitellins sont plus volumineux dans la couche exoplasmique, et plus petits dans la couche endoplasmique. Nous représentons schématiquement les différentes zones de ce stade dans la figure B, pl. VIII.

B) Genèse des boules vitellines aux dépens des vacuoles.

Si au début de la genèse des grains vitellins on ne peut nier la transformation des mitochondries les plus épaisses, capables d'engendrer à la fois la granulation vitelline et

l'aréole de liquide clair entourant cette dernière, on doit admettre cependant, ultérieurement, la formation d'éléments vitellins d'après un second processus, déjà signalé plus haut : *au milieu des vésicules claires, remplissant l'exoplasme et l'endoplasme, se différencie une granulation vitelline dont les dimensions augmentent graduellement.* Cette augmentation de volume est surtout rapide dans la zone périphérique, voisine de la couche vitelline compacte.

Nous avons insisté plus haut sur l'influence nucléaire, excercée sur la couche endoplasmique et sur l'influence corticale, qui se fait sentir sur la zone exoplasmique.

La couche corticale compacte subit cette action nutritive du foyer folliculaire d'une manière encore plus marquée. Bientôt les éléments vitellins y apparaissent en nombre tellement considérable que la charpente interalvéolaire disparaît en partie.

La photographie 46, pl. VI (faible grossissement) montre cette phase de la transformation de la couche corticale compacte. La région périphérique, compacte, est encore visible en *ccc*; mais, entre cette dernière et la couche exoplasmique (*zex*) à boules vitellines volumineuses, on aperçoit une bande nouvelle à vacuoles et granulations vitellines nombreuses et petites. Elle résulte de la transformation de la corticale compacte.

On trouve ces détails représentés sur la photographie 57, pl. VI (œuf d'Hirondelle, à 155 diamètres) ; on y voit nettement la zone endoplasmique, à boules vitellines petites, la zone exoplasmique, à boules volumineuses, et dans le voisinage de la couche mitochondriale (*zmc*) toujours persistante, la couche corticale transformée en une nouvelle zone vitelline périphérique (*zvp*).

Si on compare les œufs plus développés de la phot. 59, pl. VI, à ceux dont il vient d'être question, on retrouve facilement les différentes couches signalées : la zone centrale endoplasmique (*zen*), ayant des rapports plus intimes avec la vésicule germinative, à granulations vitellines petites,

la zone exoplasmique (*zex*) intermédiaire, à boules plus volumineuses, la zone périphérique (*zvp*), siège de néoformation de globules vitellins, à grains d'autant plus grossiers que l'ovule avance en développement.

Quant aux granulations et boules graisseuses, celles-ci ne sont plus aussi nettement tassées, de manière à engendrer une couche bien distincte. Une série de préparations d'œufs d'oiseaux, fixés par la liqueur de Flemming et colorés par la safranine, démontre leur présence au niveau de la zone vitelline périphérique et même au sein de l'exoplasme. Elles y existent en grand nombre, et plusieurs y atteignent des dimensions notables. Quelques-unes sont aussi volumineuses que les plus grandes boules vitellines. Elles sont plus rares au niveau de la zone endoplasmique, excepté, cependant, dans le voisinage immédiat du noyau.

La couche mitochondriale persiste toujours, mais son épaisseur diminue graduellement ; il est possible d'en retrouver des traces, même aux stades ultimes de la vitellogenèse.

La succession des couches vitellines, en ce moment, est figurée dans le schéma *C*, pl. VIII.

De la périphérie vers le centre, on aperçoit : la couche corticale mitochondriale (*zmc*), la zone vitelline périphérique (*zvp*), la zone exoplasmique (*zex*) et la zone endoplasmique (*zen*).

Il nous est impossible de donner des renseignements très précis sur les formations mitochondriales des régions centrales de l'oocyte, au stade actuel de l'ovogenèse. Quand le diamètre des œufs dépasse celui des ovules représentés sur la planche VI, les mitochondries délicates, propres aux régions centrales, ne sont plus fixées convenablement, et il nous a été impossible de les étudier avec soin.

Quoiqu'il en soit, pendant cette seconde phase de la vitellogenèse, caractérisée par l'apparition des vacuoles et des boules vitellines, on peut se convaincre des relations, toujours très étroites, rattachant les divers éléments deutoplasmiques :

mitochondries, granulations graisseuses, vacuoles claires, grains vitellins.

Les uns ne se transforment point directement dans les autres, mais ils sont élaborés les uns aux dépens des autres, semble-t-il ; quant à la nature intime de ce processus biochimique, il nous échappe entièrement.

Seules, certaines mitochondries volumineuses du début de la vitellogenèse engendrent directement les premiers globules vitellins.

C) Transformations vitellines au pôle animal.

Toutes ces transformations vitellines sont accompagnées de modifications très importantes, qui se passent au pôle animal de l'œuf.

La vésicule germinative présente un siège excentrique dès le début de la période d'accroissement. A mesure que l'œuf grandit, cette disposition s'accentue graduellement et le pôle animal se caractérise par cet emplacement du noyau.

Le vitellus périnucléaire lui-même offre une structure spéciale, à partir d'une étape déterminée, notamment dès l'apparition du capuchon nucléaire graisseux et du capuchon vacuolaire. Mais les différences morphologiques entre le deutoplasme proprement dit et le vitellus du pôle animal vont se prononcer davantage ultérieurement.

Une des modifications les plus importantes du pôle animal consiste en un changement de siège du noyau et la disparition du capuchon nucléaire vacuolaire. Dans les photographies 43, 46, pl. VI, la vésicule germinative (*vg*) est séparée de la surface du vitellus par toute l'épaisseur du capuchon nucléaire (*cnv*). Dans les photographies 59, 60, etc., pl. VI, elle est à peu près attenante à la membrane vitelline ; toutefois à un examen minutieux l'on constate la présence d'une mince couche mitochondriale, séparant le noyau de l'épithélium folliculaire voisin.

De plus, la vésicule a une tendance à s'aplatir du côté

de la périphérie du vitellus et, à des stades plus avancés, elle prend une forme spéciale, plan-convexe, la surface plane étant intimement appliquée contre cet épithélium (phot. 61, pl. VI, et 63, etc., pl. VII). Ce déplacement de la vésicule germinative s'opère en quelque sorte à travers le capuchon vacuolaire et provoque l'effacement complet de ce dernier. Une série d'œufs d'Hirondelles, fixés par le procédé de Benda (non représentés), montrent cette disparition graduelle et nous permet de compléter l'étude de cette formation curieuse.

A un faible grossissement, comme celui utilisé pour la phot. 43, pl. VI, on constate que le capuchon nucléaire vacuolaire semble faire partie intégrante de la couche mitochondriale corticale, par laquelle il se prolonge latéralement. Il semble intercalé sur le trajet de cette zone. La couche granulo-graisseuse (*cgc*), au contraire, se réfléchit vers les parties latérales de la vésicule germinative ; il en est de même, à un stade plus avancé, pour la couche vitelline compacte (*ccc.*, phot. 46).

Par conséquent l'on ne trouve, dans ce capuchon vacuolaire, que de rares boules de graisse et granulations vitellines ; il est constitué par un grand nombre de vésicules claires, de volume variable, entre lesquelles on aperçoit de nombreux cordons et amas mitochondriaux épais, grossiers. Il ne diffère en somme de la zone mitochondriale corticale, que par la présence de nombreuses vacuoles incolores, provoquant l'aspect clair, pâle, de ce segment ovulaire.

Quand la vésicule germinative occupe son emplacement tout à fait périphérique, ce capuchon nucléaire clair, très aminci, est refoulé latéralement ; les vacuoles claires qui le constituent disparaissent complètement au profit d'un vitellus supérieur, plus parfait, périnucléaire, propre au pôle animal de l'œuf.

A ce stade, le vitellus périnucléaire du pôle plastique (*vp*) est déjà visible sur certaines photographies (phot. 59, 60, 61, pl. VI, *vp*). Il se caractérise par la délicatesse et le grand

nombre de ses grains vitellins. Il constitue incontestablement l'ébauche du vitellus plastique, destiné seul à la segmentation. En dessous de la vésicule germinative il se continue avec la zone vitelline endoplasmique (*vb*). Nous l'étudierons plus en détail au paragraphe suivant.

A la fin de la deuxième phase de la vitellogenèse, l'oocyte de premier ordre est représenté par :

1) *Un pôle animal manifeste*, formé par un vitellus spécial (*vp*), dont l'ensemble figure un cône (phot. 61, pl. VI, etc.) à base largement appliquée contre l'épithélium folliculaire. La partie périphérique de cette portion basale se continue latéralement avec la zone mitochondriale corticale ; le sommet se prolonge et se perd dans la couche vitelline endoplasmique (*vb*), les parties latérales se confondent insensiblement avec toutes les autres zones du deutoplasme proprement dit.

Ce cône périnucléaire est constitué par une charpente alvéolaire encadrant des boules vitellines, d'autant plus petites et plus nombreuses qu'elles sont plus superficielles et plus rapprochées de la vésicule germinative.

Du côté de la profondeur, on trouve tous les stades intermédiaires entre les grains vitellins relativement petits et les boules volumineuses des autres couches deutoplasmiques (phot. 60, pl. VI).

Des mitochondries sont répandues probablement le long de cette charpente cytoplasmique ; mais nous devons avouer que nos méthodes de fixation ne sont pas parvenues à les mettre convenablement en évidence ; les liquides à base d'osmium, indispensables pour leur démonstration, ne peuvent être guère utilisés pour fixer des pièces volumineuses, riches en graisse et extrêmement friables, comme le sont les œufs d'oiseaux arrivés à ce stade.

Vers la région centrale de la base du cône, existe une large ouverture comblée par la vésicule germinative (*vg*), plan-convexe, appliquée par sa surface plane contre l'épithélium folliculaire.

2) *Un pôle deutoplasmique* constituant la plus grande partie de la sphère ovulaire, et représentée par une série de couches différentes qui, de la surface vers le centre, ont été étudiées successivement sous le nom de (phot, 59, pl. VI):

a) Couche mitochondriale corticale (*zmc*) ;
b) Couche vitelline périphérique (*zvp*) ;
c) Couche vitelline exoplasmique (*zex*) ;
d) Couche vitelline endoplasmique (*zen*) centrale, en continuité avec le sommet du cône périnucléaire.

L'évolution des trois premières zones reste toujours sous la dépendance directe du foyer de vitellogenèse cortical; les zones endoplasmique et périnucléaire subissent davantage l'influence de la vésicule germinative.

c) *Troisième phase de la vitellogenèse.*

Cette troisième et dernière phase de la vitellogenèse, pendant la période d'accroissement, est caractérisée par des changements très notables dans la structure du deutoplasme, et surtout par la différenciation du cône vitellin périnucléaire en un vitellus plastique et en un vitellus blanc sous-jacent, propres tous deux à l'ovule entièrement développé, prêt à subir la maturation.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la planche VI, et de comparer les deux photographies 61 (moineau) et 60 (hirondelle) aux photographies de la planche VII, empruntées à des œufs arrivés à la troisième phase de l'accroissement, pour se convaincre que l'oocyte subit des transformations notables.

A) Une première catégorie de *modifications vitellines deutoplasmiques* sont relativement fort simples. Au pôle végétatif, c'est-à-dire dans la plus grande partie de la sphère ovulaire, les boules vitellines augmentent graduellement en volume, à la fois dans toutes les zones signalées plus haut, au sein de la masse deutoplasmique. Si l'on compare, par

exemple, la photographie 59 pl. VI (60 diamètres) à la photographie 64, pl. VII (55 diamètres), l'on ne tarde pas à apprécier cette augmentation du volume des boules, et l'augmentation rapide du volume total de l'œuf.

Cette dernière image (phot. 64) prouve qu'on peut retrouver encore l'ancienne zone vitelline périphérique (*zvp*) caractérisée par un mélange de boules volumineuses et de grains plus petits, ainsi que la zone exoplasmique (*zex*) de la phase précédente, montrant des boules vitellines plus grandes à la périphérie et d'autres plus petites, rapprochées du centre de l'œuf.

Mais, en général, cette disposition spéciale des boules disparaît bientôt, car la plupart deviennent très volumineuses et toute stratification s'efface.

Il faut faire exception cependant pour la zone vitelline endoplasmique. Si à un moment donné de la seconde étape de la deuxième phase d'accroissement (phot. 59, *zen*) cette couche paraît peu nette, ou plutôt refoulée et en quelque sorte entraînée du côté du pôle animal, pendant la troisième phase elle apparaît avec toute la clarté désirable. Les phot. 64 *nP* et *la*, 66 *nP*, 67 *nP*, 68 *nP*, pl. VII, prouvent qu'elle est caractérisée par l'existence de granulations vitellines beaucoup plus petites et beaucoup plus serrées que dans les régions voisines. En l'examinant on acquiert la certitude que cette zone vitelline endoplasmique engendre les parties du vitellus blanc connues sous le nom de « latebra de Purkinje » (*la*), le « noyau de Pander » (*nP*) ainsi que le cordon blanc, qui relie la massue au noyau de Pander sous-jacent à la vésicule germinative. Ces formations doivent leur origine à la zone endoplasmique primitive. Nous avons insisté plus haut sur l'influence exercée sur cette couche par la vésicule germinative. Si, dans l'œuf prêt à entrer dans la période de maturation, on constate la présence d'un vitellus nutritif spécial blanc, distinct du vitellus jaune, il faut attribuer ce fait à une action nutritive spéciale émanant de la vésicule germinative.

Du côté de la périphérie de l'ovule, des transformations vitellines aboutissent rapidement à la disparition quasi complète de la zone mitochondriale corticale. Déjà au stade précédent, lors de la transformation de la couche corticale compacte en zone vitelline périphérique (phot. 46, pl. VI, *ccc*, le schéma *C*, pl. VIII), la couche mitochondriale corticale était très amincie. Dès le début de la troisième phase celle-ci s'efface à peu près complètement. Nous ne pouvons dire si les matériaux nutritifs de l'épithélium folliculaire élaborent encore des mitochondries ; du moins n'engendrent-ils plus une couche corticale spéciale. Ils élaborent incontestablement encore des boules de graisse, représentant une autre étape de la genèse du deutoplasme, et contribuant directement à l'accroissement progressif des globules vitellins.

Après la disparition de la couche mitochondriale corticale, les grains vitellins périphériques sont, les uns de taille ordinaire, les autres relativement petits. Ces globules corticaux, d'un diamètre variable, représentent le vitellus blanc périphérique, dont la genèse s'opère sous l'influence du foyer folliculaire.

Nous ne sommes pas en état de préciser le moment exact de l'apparition de cette couche vitelline blanche. D'ailleurs, ses caractères morphologiques sont peu tranchés ; il n'existe aucune délimitation nette entre elle et le vitellus jaune exoplasmique. Quant au nom de vitellus blanc, donné à cette partie de la masse deutoplasmique, sur des œufs fixés on ne peut guère apprécier la différence de teinte entre vitellus jaune et blanc.

En nous basant exclusivement sur le diamètre des globules vitellins périphériques, nous sommes porté à croire que ce vitellus blanc prend naissance pendant la troisième phase de l'accroissement sous l'influence exclusive de l'épithélium nourricier.

B) La *genèse du vitellus plastique* et du noyau de Pander sous-jacent s'effectue en partie durant la troisième période d'accroissement. A la fin du stade précédent, le pôle animal de

l'œuf, caractérisé par la présence d'un cytoplasme ovulaire en quelque sorte indifférent, ne présente ni les caractères du vitellus plastique ni ceux du vitellus blanc. Pour pouvoir apprécier cette considération, il importe d'avoir une idée exacte de la morphologie de ces deux formations différentes.

Un simple regard, jeté sur plusieurs de nos photographies, suffit pour les reconnaître toutes deux, pour les distinguer l'une de l'autre, et par conséquent, pour pouvoir juger de leur première apparition. Je me contenterai de renvoyer à la photographie 67, pl. VII, sur laquelle on différencie très facilement le vitellus plastique (*vp*) superficiel du vitellus blanc sous-jacent plus pâle, le futur noyau de Pander (*nP*).

Parcourons maintenant la série de photographies figurées sur les planches VI et VII ; il est facile de se convaincre que le vitellus périnucléaire des œufs, tels que ceux représentés sur la phot. 59, pl. VI, ne montre guère de traces très manifestes d'une différenciation semblable. Il n'en est plus de même pour les ovules 60, 61, pl. VI. Cette première image (60) montre deux zones distinctes : une première superficielle (*vp*) plus foncée et plus dense, car les granulations vitellines y sont plus fines et beaucoup plus serrées ; une seconde très large (*vb*) sous-jacente, l'ébauche du noyau de Pander, à boules vitellines un peu plus volumineuses et plus espacées. Cette dernière se continue profondément avec le vitellus blanc central. Sur la phot. 61 on aperçoit déjà une augmentation en épaisseur de la couche foncée superficielle (*vp*) et, sur la phot. 64, pl. VII, ce disque foncé a une tendance à se prolonger sous la vésicule germinative, refoulant la couche plus pâle sous-jacente. Ce refoulement est encore plus accentué sur l'oocyte de Poule des phot. 67 et 68, pl. VII. Ces images montrent l'extension graduelle de la masse plastique ; dans la dernière, et surtout dans l'oocyte de Moineau de la photographie 66, le vitellus blanc (*nP*) est à peu près complètement séparé de la vésicule germinative (*vg*). La phot. 65, pl. VII (Hirondelle), à un grossissement deux fois plus fort (160 diamètres), montre un ovule très rapproché de la période de maturation. La vésicule germi-

native y est circonscrite partout par le vitellus formateur (*vp*.) Sur cette image on aperçoit assez bien les fines granulations vitellines très serrées du vitellus plastique (*vp*) et les grains, plus volumineux, plus espacés, du noyau de Pander (*nP*). Entre ces boules on constate la présence d'une charpente interalvéolaire qui se prolonge également au sein du vitellus plastique où les mailles sont beaucoup plus étroites. La phot. 63 montre un stade un peu moins avancé d'un œuf de Poulet, au même grossissement.

Cette série de photographies démontre donc bien la genèse du vitellus formateur et du noyau de Pander aux dépens d'un cytoplasme ovulaire périnucléaire indifférent, surtout sous l'influence des foyers folliculaire et nucléaire pour le premier et sous l'influence du foyer nucléaire pour le second. A la fin de la période d'accroissement, le vitellus plastique est représenté par un disque plus ou moins convexo-concave : convexe du côté de l'épithélium folliculaire, concave du côté du vitellus sous-jacent. Il est percé d'une ouverture, ou plutôt offre une loge vers sa partie centrale : la cavité nucléaire.

Au début, le vitellus du noyau de Pander est en rapport direct avec la vésicule germinative (phot. 67, *nP*) ; mais bientôt ces rapports s'effacent graduellement grâce à l'extension du vitellus formateur sous la vésicule germinative.

Le disque plastique est toujours plus large vers son centre que vers sa périphérie. Sur la coupe transversale de l'œuf (par exemple phot. 66) il paraît formé de deux moitiés triangulaires (*vp-vp*), dont la base circonscrit une moitié du noyau et dont le sommet se termine à la périphérie du disque entre le deutoplasme périphérique et la membrane vitelline.

Il est incontestable que la genèse de ce vitellus plastique s'opère partiellement sous l'influence du courant nutritif de l'épithélium folliculaire, mais il est tout aussi évident qu'elle s'opère encore davantage sous la poussée nourricière émanant de la vésicule germinative, car la couche plastique est toujours la plus épaisse au pourtour du noyau.

Les deux facteurs qui influençaient primitivement l'accroissement de la zone vitelline périnucléaire continuent donc toujours leur action et provoquent ces deux nouvelles formations : le vitellus plastique et le vitellus blanc sous-jacent.

On doit se poser ici la question de savoir si l'ancien capuchon nucléaire, vacuolaire, n'a pas exercé une influence sur l'apparition du vitellus plastique. Il nous semble devoir répondre affirmativement à cette demande.

Nous l'avons dit plus haut : la vésicule germinative, en comprimant le capuchon pour s'approcher de la surface du pôle animal de l'œuf, le refoule latéralement du côté de la zone mitochondriale corticale. En même temps sa structure se modifie. Il perd son aspect pâle, vacuolaire, ou bien, afin de rendre plus exactement notre pensée, disons que le liquide clair, propre à ces nombreuses vacuoles, ainsi que les formations mitochondriales grossières, sont particulièrement destinées à l'élaboration d'une couche corticale périnucléaire spéciale, première ébauche du disque plastique. Cette première ébauche nous paraît nettement représentée sur l'oocyte photographié (59, pl. VI, *vp*). En examinant ce dernier à un grossissement convenable, on aperçoit de part et d'autre de la vésicule germinative, sous l'épithélium folliculaire, un segment finement granuleux, de teinte un peu spéciale (*vp*). Il représente incontestablement déjà une trace de vitellus formateur, qui a pris naissance sous l'influence du noyau et de l'épithélium folliculaire, mais probablement surtout grâce à l'intervention du capuchon nucléaire.

Si notre raisonnement était entièrement fondé, et nous espérons que des recherches ultérieures éclairciront davantage ce problème, il faudrait admettre que les capuchons nucléaires, graisseux et ensuite vacuolaires, représentent en réalité la toute première ébauche du vitellus plastique.

A la fin de la dernière phase du stade de l'accroissement de l'œuf, celui-ci est constitué par un pôle animal, représenté par un disque de vitellus plastique, au centre duquel est

logée la vésicule germinative ; cette plaque formatrice est convexo-concave et recouvre entièrement le vitellus blanc du noyau de Pander.

Dans son ensemble, le vitellus blanc forme une masse conique, dont la base est dirigée du côté de la vésicule germinative où elle se continue insensiblement avec le vitellus formateur, et dont le sommet se prolonge avec le cordon axial blanc et le latebra.

Le vitellus blanc axial ou central, le latebra et le noyau de Pander doivent leur origine, en grande partie, à une influence spéciale exercée par la vésicule germinative.

La genèse du vitellus plastique est surtout sous la dépendance du noyau et du foyer cortical folliculaire, par l'intermédiaire du capuchon nucléaire.

Le pôle végétatif, qui constitue la plus grande partie du deutoplasme, est représenté par une multitude de boules vitellines très volumineuses, séparées par une charpente étroite cytoplasmique interalvéolaire. Tous ces globules dérivent des boules vitellines primitives, propres aux différentes couches signalées plus haut. Mais, à la fin du stade d'accroissement, il n'est plus possible d'y retrouver des vestiges très nets d'une stratification primitive.

Quelques boules vitellines périphériques, de volume inégal, constituent le vitellus blanc périphérique ; elles sont engendrées sous l'influence du courant nourricier folliculaire.

§ 2. — Transformations nucléaires pendant la période d'accroissement.

Etant donné l'impossibilité de nous procurer, en un temps relativement restreint, tous les stades du développement des œufs en voie d'accroissement, nous ne pouvons songer à faire une étude complète et documentée de l'évolution de la vésicule germinative dans l'ovule des oiseaux. Encore moins pouvons-nous songer à interpréter les phénomènes observés et à en tirer des conclusions générales (signification et valeur des chromosomes, type de mitose, etc.).

Nous voulons simplement assigner à chaque grande phase de l'accroissement ovulaire un noyau plus ou moins caractéristique. Nous avons dit que notre intention est de reprendre l'étude de l'ovogenèse au point où l'avait laissée D'HOLLANDER. Cet auteur décrit la formation de l'oocyte de premier ordre au dépens de l'oogonie et ses premières modifications. Celles-ci sont très importantes au point de vue nucléaire ; elles comprennent les stades préparatoires et directement consécutifs au synapsis. Nous n'avons pas à y revenir ; nos préparations confirment, en tous points, les données de notre prédécesseur.

Déjà dans un ovaire d'oiseau quelconque, âgé de quelques jours, tous les ovules sont en rapport avec des cellules folliculaires ; ils renferment un noyau caractéristique, à peu près identique : noyau du type *j* de D'HOLLANDER. Il est composé « d'un nucléole chromatique, à position excentrique ou périphérique, et d'un assemblage de mailles, de filaments et de grains chromatiques ; cette charpente de nucléine occupe toute la cavité nucléaire, en prenant contact avec la membrane, sur laquelle viennent s'insérer des trabécules chromatiques ». D'HOLLANDER (9) établit que les filaments ne forment pas un réticulum vrai ; qu'en réalité, il s'agit d'un « pseudoréticulum » où les anneaux et les losanges, quoique reliés les uns aux autres, sont indépendants.

Certains oocytes restent au stade *j* pendant des années [1] ; on en trouve, en effet, dans tout ovaire adulte. D'autres ovules, destinés à une maturation prochaine, subissent le cycle de transformations propres à la période d'accroissement.

---

[1] Ces oocytes ne sont pourtant pas « au repos » comme le veulent certains auteurs. Le stade de repos de l'oocyte de premier ordre est caractérisé par une image nettement définie : noyau *a* de D'Hollander ou protobroque de von Winiwarter, constitué par un réticulum fin, peu chromatique, résultant de la reconstitution du noyau ovocytaire après la dernière mitose ovogoniale. Ce n'est donc pas d'une « période de repos » ou « Ruhestadium » de Sonnenbrodt qu'il faut parler ici, mais plutôt d'un arrêt momentané de développement.

Ces tranformations, pour ce qui regarde la vésicule germinative, ont pour but de préparer celle-ci à la première mitose de maturation ; elles se résument en ce que CARNOY et LEBRUN appellent (4) la « résolution de l'élément nucléinien primitif ». En effet, cet appareil nucléinien si considérable de l'oocyte jeune doit se simplifier de plus en plus, de telle façon à n'être plus représenté que par les quelques chromosomes de la plaque fusoriale.

Nous décrirons les différents stades des modifications nucléaires de l'œuf intrafolliculaire :

1) Au premier stade de la vitellogenèse, caractérisé par la désagrégation du croissant vitellogène et par l'apparition du deutoplasme graisseux.

2) Au second stade de la vitellogenèse, caractérisé par l'apparition des vacuoles et des premières boules vitellines.

3) Au troisième stade de la vitellogenèse, caractérisé par les différentes variétés de vitellus : vitellus plastique, vitellus jaune et blanc.

a) Première phase de la vitellogenèse.

Au début de cette phase, caractérisée par la désagrégation du croissant vitellogène, une première étape correspond à l'existence d'anneaux nucléiniens élargis, réunis entr'eux par des segments chromatiques indivis (phot. 30, 31, pl. V, *vg*). La photographie 24, pl. V, d'un oocyte de Pigeon montre aussi une image de ce genre. A mesure que ces anneaux s'élargissent, ils envahissent toutes les profondeurs de l'aire nucléaire en se superposant et en engendrant, sur des sections transversales, l'aspect d'un pseudoréticulum, car les anneaux persistent intégralement, toujours reliés par des branches indivises. Cette étape est représentée (malheureusement avec trop peu de netteté), sur plusieurs photographies (p. ex. *vg*, 27, 38, etc., pl. V). Sur des sections de ce genre, l'on voit rarement des anneaux complets, car ceux-ci sont toujours entamés par le rasoir dans différentes directions, de sorte

qu'il faut poursuivre deux, trois coupes successives pour les reconstituer totalement. L'anneau est surtout bien étalé vers la périphérie de l'aire nucléaire ; on le retrouve le plus facilement sur les sections tangentielles à la surface de la vésicule germinative (phot. 24, pl. V).

En même temps que les anneaux s'élargissent et s'étirent, les filaments nucléiniens, au début réguliers et épais, à peu près lisses, s'amincissent par place et affectent un aspect plus irrégulier. Ils deviennent variqueux, moniliformes et finalement striés transversalement. Cet aspect irrégulier varie considérablement d'une espèce d'oiseau à l'autre, d'après le diamètre de l'ovule et même d'après la saison. Les photographies de la planche V en offrent des exemples. En général, dans les oocytes les plus jeunes, les segments chromatiques sont d'abord variqueux, moniliformes ; plus tard, ils sont constitués de disques nucléiniens superposés, dont quelques-uns semblent se prolonger latéralement au sein du suc nucléaire par une strie ou un court filament incolore.

On peut voir cet aspect sur nos photographies (27, 28, 37, 38, pl. V) ; il constitue incontestablement l'ébauche des noyaux « barbelés » c'est à dire à segments chromatiques munis latéralement de fines expansions filiformes, chromatiques, de longueur variable.

On trouve évidemment tous les stades intermédiaires entre ces deux catégories de segments ; mais l'absence des barbelures latérales nucléiniennes, au début de l'évolution de l'œuf, justifie, nous semble-t-il, suffisamment la distinction que nous proposons entre les boyaux chromatiques striés et les boyaux barbelés.

Sur certaines photographies de la planche V (27, 28, 37 38, etc.), l'on distingue une zone caryoplasmique périphérique, de largeur variable, où tout boyau nucléinien fait défaut.

Ajoutons encore que tous ces ovules intrafolliculaires présentent une vésicule germinative, délimitée superficiellement par une pellicule résultant d'une condensation du

caryoplasme. A la fin du second stade de la vitellogenèse ou au début du troisième, cette pellicule engendre une membrane à double contour véritable.

Autour de la vésicule germinative existe un espace clair périnucléaire, généralement élargi sous l'influence des fixateurs. Les photographies 40 et 41 (pl. V) le représentent ; dans cette dernière on aperçoit incontestablement un coagulum pâle, sans structure, démontrant la présence d'un liquide spécial, servant d'intermédiaire, pour les échanges nourriciers, entre la vésicule germinative et le vitellus environnant. Cet espace périnucléaire, à peine indiqué sur certaines photographies, persiste durant toute le période d'accroissement. Il est séparé du vitellus environnant par une membrane vitelline, cytoplasmique interne (phot. 25, 26, 38, 40, 41, etc.), signalée déjà par D'HOLLANDER.

Le noyau à pseudoréticulum strié ou variqueux constitue la caractéristique de l'ovule jeune au début de la première phase de la vitellogenèse. A mesure que cette phase progresse et que le vitellus se modifie, il subit des transformations importantes.

Celles-ci sont caractérisées :

α) Par l'apparition de nucléoles nucléiniens [1] multiples, en nombre variable d'après les espèces et le stade de l'évolution ovulaire. Un regard jeté sur une photographie quelconque d'oocyte jeune (voir surtout phot. 29, 30, 31, pl. V) démontre la genèse de plusieurs nucléoles très chromatiques pendant la première phase de la vitellogenèse. Au début,

---

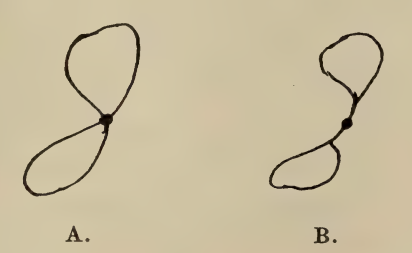
[1] Nous plaçons ici une remarque préliminaire et très importante. Si nous nous servons, dans nos descriptions, du terme « nucléole », c'est uniquement parce que nos prédécesseurs ont utilisé cette désignation pour décrire des segments nucléiniens, de forme arrondie, existant au début de l'ovogenèse. Mais, nous allons le voir, ce sont ces mêmes nucléoles qui vont constituer les boules chromatiques du premier fuseau de maturation. S'il était démontré que ces boules diffèrent, au point de vue de leur genèse et de leur destinée, des nucléoles nucléiniens véritables, il faudrait abandonner définitivement la désignation employée.

ils sont très petits et assez rares ; mais ils augmentent rapidement en nombre et en volume, à mesure que l'ovule s'accroît. Ces images démontrent clairement que les nucléoles multiples apparaissent sur le trajet même des boyaux lisses, striés ou variqueux, à la suite d'une condensation de la nucléine sous forme de grains ou de boules, à contours très nets, incorporés dans le segment strié.

Si aucun doute ne peut subsister au sujet de la genèse de ces éléments aux dépens du segment nucléinien, il n'en est plus de même si l'on veut déterminer plus exactement ce substratum générateur. Il serait très important de pouvoir spécifier les rapports de ces nucléoles avec les différentes parties constituantes du pseudoréticulum.

Naissent-ils sur le trajet des anneaux ou bien le long des branches indivises ? Un ovaire de jeune Verdier, sacrifié en automne, nous montre les images les plus simples et les plus favorables pour essayer de résoudre la question posée. Les oocytes les plus petits montrent une vésicule germinative, caractérisée par la présence d'anneaux reliés ou non par des segments chromatiques indivis.

Sur les photographies 29 et 31, pl. V on aperçoit un nucléole excentrique, en rapport intime avec deux anneaux complètement étalés (voir fig. A dans le texte). Le nucléole fait corps avec le pôle où les deux branches des anneaux sont fusionnées.



A. B.

Une seconde catégorie d'images montre des nucléoles ébauchés vers le milieu du segment indivis reliant les anneaux (fig. B).

Il nous serait difficile de déterminer exactement la longueur du segment chromatique se transformant en nucléole ; d'ailleurs, celui-ci, en augmentant graduellement de volume, provoque un raccourcissement de ce filament, d'autant plus prononcé que la période de l'accroissement est plus avancée.

En nous basant sur ces images, nous croyons donc être autorisé à admettre la genèse des nucléoles multiples aux dépens des boyaux chromatiques. Le processus se fait d'une façon analogue, mais plus simplement, chez les amphibiens, où, selon Carnoy et Lebrun (4), « les nucléoles tirent leur origine du filament nucléinien... qui se scinde ou se disloque en tronçons... etc. ».

β) Par l'apparition d'une sorte de *segmentation transversale* des segments chromatiques du pseudoréticulum, et tout particulièrement des deux branches constituantes des anneaux, dans le voisinage des nucléoles.

A la suite de cette transformation naissent des images caractéristiques des segments chromatiques. Elles ont l'aspect d'une lettre X simple à 4 branches ou un aspect plus compliqué : forme en araignée, sorte d'étoile à plusieurs branches, ∗ , le nucléole occupant le nœud central où se fusionnent les rayons multiples (phot. 28, 38, etc.).

Vers le milieu et à la fin de la première phase de la vitellogenèse, on constate donc que le pseudoréticulum strié présente des interruptions larges en plusieurs endroits. Vers la périphérie du territoire nucléaire, parsemé de boyaux nucléiniens, on aperçoit toujours des branches très longues, des anneaux complets très larges ; mais, dans les régions plus centrales, les tronçons sont isolés, séparés les uns des autres par le processus de la segmentation transversale. Plusieurs de ces segments sont dépourvus de nucléoles ; d'autres sont annexés à ces derniers, et beaucoup engendrent de véritables X.

Chez l'Hirondelle, la Mésange, le Verdier, etc., on observe généralement des X ou des formes en araignée ∗ . La photographie rend malheureusement très mal cet aspect pour-

tant caractéristique (voir cependant nos photographies 27, 38, etc., pl. V). Des figures pareilles se rencontrent à chaque page dans les ouvrages traitant d'ovogenèse (Mlle Loyez). Chez le Moineau, le Pigeon, le Poulet, on peut constater, vers le milieu de la première phase, la présence de segments chromatiques en X. Ici pourtant ces étapes sont plus fugaces et, très rapidement, on aperçoit des nucléoles isolés.

La disparition des branches, entrecroisées en X, s'opère au moins partiellement au profit des nucléoles, dont le diamètre augmente. Il nous est impossible de déterminer exactement le début du processus de segmentation transversale ; il nous semble succéder à l'apparition des nucléoles multiples. Du reste, les différents phénomènes que nous tâchons d'interpréter empiètent toujours plus ou moins les uns sur les autres.

γ) Par la transformation des segments nucléiniens en *tronçons barbelés.*

La striation transversale des segments chromatiques constitue la première ébauche des barbelures ; et on trouve tous les stades intermédiaires entre ces deux espèces de tronçons, les striés et les barbelés. Certaines photographies de la pl. VI représentent une série de stades successifs de l'allongement des rayons latéraux des tronçons barbelés. A peine indiqués le long du boyau tortueux de la photographie 49, les prolongements latéraux sont plus accentués sur la phot. 48. D'après leur aspect variable, on a désigné ces noyaux tour à tour sous le nom de barbelés, plumeux, en goupillon, en écouvillon (Lampencylinderputzer-Chromatinfadenstränge).

Sans doute, il n'est pas possible de suivre d'aussi près, dans le noyau des oiseaux comme dans celui des amphibiens, la structure intime du noyau barbelé. Pourtant, dans les deux cas, l'on doit admettre avec Carnoy et Lebrun (4) que les prolongements latéraux des cordons chromatiques ne sont autre chose que « ...des traînées de plastine irradiées tout autour (des cordons) à la façon d'un aster ; sur les rayons plastiniens des granules du cordon se détachent un à un,

et cheminent à la file... pour se répandre ensuite dans le noyau ».

Les noyaux barbelés existent vers la fin de la première et au début de la seconde phase de la vitellogenèse.

Ils disparaissent relativement vite chez l'Hirondelle et surtout chez le Moineau, tandis qu'ils persistent plus long-temps chez le Pigeon et chez le Poulet.

Chez certaines espèces les segments barbelés sont remplacés par des cordons granuleux. Des préparations d'Hirondelle de ville (*Chelidon urbica*), fixées par le procédé de Benda, montrent des boyaux grossièrement granuleux (phot. 32, pl. V) dont certaines granulations, plus petites, se dissocient vers la périphérie du cordon et pénètrent dans le suc nucléaire. Ce processus de désagrégation grossière, très évidente, des boyaux nucléiniens au profit du suc nucléaire, est très caractéristique. Les granulations chromatiques innombrables, aussi colorables par les teintures basiques que les parties constituantes du cordon, répandues au sein du suc nucléaire incolore, dérivent incontestablement d'une dissociation des microsomes du boyau. Les oocytes de *Chelidon urbica* en donnent les images les plus démonstratives.

Les segments chromatiques barbelés des autres espèces d'oiseaux examinés, subissent incontestablement une évolution semblable.

Les extrémités des rayons fins latéraux se désagrègent en grains nucléiniens nombreux et petits, qui se répandent dans le suc nucléaire voisin. Il en résulte des transformations très intéressantes, d'une part pour les tronçons barbelés qui diminuent en longueur à partir d'une période déterminée de l'accroissement de l'oocyte, correspondant à la première phase de la vitellogenèse, d'autre part pour le suc nucléaire, dont la masse croît graduellement en provoquant une augmentation en diamètre de la vésicule germinative. Cette augmentation de volume est due évidemment à la présence d'un plus grand nombre de caryomicrosomes et d'un liquide incolore plus abondant.

Cette désagrégation des segments chromatiques ne s'opère pourtant pas exclusivement aux dépens des seuls tronçons barbelés. Antérieurement déjà les cordons striés subissent une transformation de même nature, certainement moins accusée, les granulations nucléiniennes étant moins nombreuses.

Même dans les oocytes tout petits de la première phase de la vitellogenèse, il existe des grains ténus et rares au voisinage des boyaux lisses du pseudoréticulum. Leur origine nous est inconnue, mais on peut se demander si leur genèse n'est pas en rapport avec une désagrégation identique, moins apparente.

La dislocation des segments barbelés dure jusqu'au début de la seconde phase de la vitellogenèse et aboutit à leur disparition presque complète.

b) Deuxième phase de la vitellogenèse.

Les modifications nucléaires de cette période ne sont pas aussi complexes que celles de la phase précédente ; la réduction de l'appareil nucléinien se continue insensiblement, avec de légères variantes, suivant les espèces observées.

Chez l'Hirondelle, le processus est très simple ; il affecte, par contre, son maximum de complication chez le Poulet, et, entre ces deux extrêmes, se rangent l'œuf de Moineau et l'œuf de Pigeon.

Chez ces différents oiseaux, lors de l'apparition des premières vacuoles et granulations vitellines, le noyau a atteint un volume assez considérable. Il est entouré d'une membrane à double contour, autour de laquelle existe une zone périnucléaire étroite, à liquide pâle.

Le caryoplasme est représenté par un suc amorphe, abondant, rempli de granulations chromatiques très nombreuses et serrées.

Une zone nucléaire centrale est parsemée de nucléoles isolés, arrondis, de volume variable ; d'autres nucléoles sont

hérissés de filaments chromatiques simples, lisses, ou bien variqueux et barbelés. Enfin, d'ordinaire, entre ces éléments persistent des segments barbelés, onduleux, indivis ou bifurqués, dont la longueur et les dimensions diminuent de plus en plus à mesure que l'oocyte avance en développement.

Voici les particularités propres à chacune des espèces d'oiseaux étudiés.

Dans l'œuf d'Hirondelle, les segments plumeux disparaissent très rapidement ; on les trouve encore au début de la seconde phase, lors de l'apparition des vacuoles vitellines, mais ils sont beaucoup plus courts et moins barbelés. Quand les premières boules vitellines apparaissent, au stade représenté par la photographie 46 , pl. VI, on n'aperçoit plus que des nucléoles multiples, de volume variable, réguliers et isolés, à côté d'autres plus irréguliers, constitués de deux ou plusieurs boules accolées (le grossissement est trop faible pour qu'on les distingue parfaitement). Généralement, il en existe un ou deux, de volume plus considérable.

Dans l'œuf de Pigeon, des fragments striés et barbelés, à côté de nucléoles isolés ou en forme de X, persistent jusqu'au moment où la vésicule germinative se rapproche de la surface du vitellus (phot. 47, pl. VI). A de plus forts grossissements on voit que ces éléments siègent dans toutes les régions du territoire nucléaire, aussi bien dans la zone périphérique que centrale ; plus tard, ils se montrent de préférence vers la surface du noyau plan-convexe.

Dans l'œuf de Moineau, la vésicule se comporte d'une manière particulière au point de vue du groupement de l'appareil nucléinien au centre du territoire nucléaire. Tandis que chez le Pigeon les parties constituantes chromatiques semblent se rapprocher de la membrane superficielle, et que chez l'Hirondelle elles respectent, en général, une couche marginale assez mince, chez le Moineau, dès l'apparition des vacuoles vitellines, elles se condensent au niveau d'une couche centrale, d'un diamètre inférieur à celui de la zone marginale. A cet endroit, l'on trouve alors une foule de seg-

ments barbelés ou striés, courts, à côté de deux, trois nucléoles volumineux et de quelques petits nucléoles isolés, plus ou moins réguliers, munis même de rayons en X. A un stade plus avancé, on n'observe plus qu'un amas central de nombreux nucléoles, à peu près de même volume, irréguliers, reliés par quelques trabécules faiblement chromatiques.

Vers la fin de la seconde phase de la vitellogenèse, on aperçoit parfois des noyaux renfermant, vers leur milieu, un amas chromatique unique, central, constitué par des segments nucléiniens fusionnés, dans lequel on ne peut distinguer ni nucléole, ni segment barbelé.

A la seconde phase de la vitellogenèse, l'oocyte du Poulet se rapproche, quant à la morphologie de son appareil nucléinien, de celui du Pigeon. Il se présente surtout sous l'aspect de tronçons barbelés, isolés ou entrecroisés en X. Les nucléoles multiples (chez l'Hirondelle et le Moineau) y sont plutôt rares ; ils n'acquièrent jamais une aussi grande importance et semblent voués à une désagrégation relativement rapide.

Il résulte de cette description, que l'évolution des segments barbelés ou striés, persistant encore au début de la seconde phase de la vitellogenèse, continue toujours dans le même sens. Ces éléments se désagrègent au profit du suc nucléaire presqu'en totalité, sauf chez le Poulet, et finalement on aperçoit un stade spécial du noyau, caractérisé par l'absence quasi-totale de boyaux plumeux et par la présence de nucléoles multiples, isolés, réguliers ou irréguliers et de volume variable.

On peut se demander si, surtout chez le Moineau et l'Hirondelle, pendant ce processus de transformation du caryomitome, certains nucléoles eux-mêmes ne subissent pas une désagrégation. Nous n'avons pas constaté de détails de ce genre, et il nous est impossible de confirmer ou d'infirmer les données des auteurs sur ce sujet.

c) *Troisième phase de la vitellogenèse.*

Cette dernière phase, pendant laquelle les différentes espèces de vitellus acquièrent leurs caractères distinctifs, se

caractérise par l'existence d'un noyau plan-convexe, appliqué contre la membrane vitelline et possédant un appareil nucléinien très réduit.

Chez l'Hirondelle, ce dernier n'a guère subi de changements appréciables. Le noyau de la photographie 60, pl. VI, montre un grand nombre de nucléoles nucléiniens (*sc*), à contours nets, de volume variable, plus ou moins séparés les uns des autres. A un examen de la photographie en question à la loupe, il semble que quelques nucléoles paraissent formés de plusieurs boules agglutinées. Dans l'œuf d'Hirondelle de la photographie 66, pl. VII, déjà plus avancé en développement, on aperçoit vers le milieu de la vésicule germinative le petit appareil nucléinien (*sc*), qu'il ne faut point confondre avec deux autres boules noires (*be*), superposées à la coupe du noyau, en réalité des grains vitellins nageant dans le baume. A un grossissement convenable, les segments chromatiques (*sc*) affectent l'aspect de boules arrondies (*n*, phot. 35, pl. V), sauf quelques-uns ; parmi ces derniers, il en est d'irréguliers, d'étirés, rappelant même encore les boyaux en X.

La photographie 65, pl. VII, dont le noyau se trouve considérablement agrandi sur la photographie 33, pl. V, correspond à celle d'un œuf d'Hirondelle sur le point d'engendrer le premier fuseau de maturation. Elle montre des nucléoles (*n*) individualisés et très réguliers.

L'appareil nucléinien de l'œuf de Moineau, aux dépens duquel prendront naissance les segments chromatiques du premier fuseau de maturation, est représenté par un amas volumineux, central, à nucléoles irréguliers, agglutinés au point qu'on ne peut plus les reconnaître, ou bien au sein duquel les boules, à peu près de volume égal, sont accolées intimement entre elles. Dans la vésicule germinative de l'œuf de Moineau, reproduit par la photographie 34, pl. V, on aperçoit un amas central, semblable, de nucléoles fusionnés (*n*).

Comme on le voit, chez le Moineau et chez l'Hirondelle, à la fin de la période d'accroissement, l'appareil nucléinien est toujours représenté par des boules chromatiques, sortes

de nucléoles. Ces éléments gardent leur morphologie du début de la vitellogenèse ; ils ne varient guère pendant la période d'accroissement, et si, à l'approche de la maturation, ils subissent des transformations ou des modifications, celles-ci sont tellement peu sensibles, qu'elles passent inaperçues.

Il n'en est pas de même chez le Poulet. Ici les nucléoles n'acquièrent jamais le volume ni l'importance que ces éléments affectent chez les oiseaux précédents. Antérieurement déjà, au lieu de se présenter sous l'aspect de boules nettement arrondies, ils se montrent sous la forme d'amas irréguliers, petits, adhérents à des débris chromatiques. Ils gardent cette morphologie vers la fin de la deuxième et au début de la troisième phase de la vitellogenèse. Dans leur voisinage on aperçoit des tronçons barbelés n'ayant subi aucune désagrégation. Certains segments nucléiniens rappellent des nucléoles irréguliers et d'autres des fragments de boyaux plumeux plus ou moins désagrégés.

Quoiqu'il en soit, on retrouve ces tronçons chromatiques irréguliers à tous les stades de l'accroissement de l'œuf (fin de la deuxième et début de la troisième phase). Nous ne pouvons donc admettre l'opinion de Mlle Loyez et de Sonnenbrodt, qui prétendent que l'appareil chromatique disparaît à un certain moment. D'après nous il persiste toujours, réduit et simplifié, au sein de la vésicule germinative, et il se transforme progressivement pour donner naissance aux segments chromatiques caractéristiques de la troisième phase de vitellogenèse.

La figure C (dans le texte) reproduit quatre tronçons chromatiques, visibles sur une coupe d'un œuf de Poulet de 2 millim. de diamètre. Ils représentent un stade de transition entre la deuxième et la troisième phase de l'accroissement de l'ovule. Des tronçons semblables existent sur d'autres coupes. Mais, lorsque la troisième phase est définitivement établie, quand le noyau franchement

Fig. C.

plan-convexe est en rapport avec la membrane ovulaire, l'appareil nucléinien est devenu le siège de transformations spéciales, qu'on n'observe point dans les œufs de Moineau et d'Hirondelle.

Dans l'œuf de Poulet de 10 millim. de diamètre ont apparu au sein de la vésicule germinative un amas de plusieurs filaments très fins, lisses. Ils doivent dériver des tronçons chromatiques irréguliers, figurés plus haut (fig. C), par des transformations progressives.

Nous n'avons pas encore pu poursuivre ces dernières ; mais nous ne pouvons admettre la genèse « Neubildung » ou néoformation des segments nucléiniens définitifs aux dépens des grains épars du suc nucléaire. Ils (fig. D dans le texte) occupent le centre de l'aire nucléaire et affectent la forme d'anneaux, de losanges, de lettres X, etc.

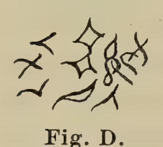


Fig. D.

Très minces au début, ils s'épaississent dans la suite ; en général de structure uniforme, ils sont garnis, par places, de petites nodosités chromatiques. Ils semblent encore se désagréger, car de fines particules paraissent s'en détacher.

Au milieu de la troisième phase de la vitellogenèse, cet appareil nucléinien se concentre de plus en plus au centre du territoire nucléaire. Ses parties constituantes affectent toujours les aspects de boyaux, de plus en plus épaissis, en forme de boudins, de losanges plus ou moins étirés, d'anneaux, de huit de chiffre, etc. Cet aspect est reproduit sur la photographie 63, pl. VII, *sc*, et à de plus forts grossissements sur la photographie 62, pl. VII, *sc*. Les dessins 4, 5, 6, 7, (pl. IV) les représentent très fidèlement.

Enfin, à la fin de la troisième phase de la vitellogenèse, peu de temps avant la période de maturation, les segments chromatiques subissent un raccourcissement progressif, soit par condensation de la substance chromatique, soit par désagrégation ou chromatolyse.

La figure E (dans le texte) représente des segments nucléiniens d'un ovule de Poulet, entièrement développé : la

vascularisation et la turgescence de ses enveloppes annoncent sa déhiscence imminente. L'appareil nucléinien de la vésicule germinative est réparti sur cinq coupes : la figure E reproduit exactement celle du milieu. On y distingue deux segments en forme de V, irréguliers et moniliformes; un troisième tronçon est plus petit et aussi de forme irrégulière ; les six autres sont constitués par de petits disques isolés, nettement arrondis. Ces derniers ne représentent point des coupes transversales de boyaux plus longs, car, en changeant la mise au point, on constate qu'ils ne se prolongent pas dans la profondeur de la coupe.

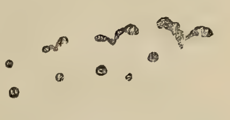


Fig. E.

Cette préparation représente sans conteste un des derniers stades précédant l'apparition du premier fuseau ; elle démontre que les segments chromatiques de l'œuf de Poule se rétractent et se condensent finalement en boules ou courts bâtonnets trapus.

Il résulte de cet exposé que c'est surtout à la troisième phase de la vitellogenèse que l'ovule du Poulet affecte dans son évolution une marche spéciale, différente de celle d'autres espèces. Les nucléoles des premières phases rétrogradent, perdent cet aspect si caractéristique, propre à ceux d'Hirondelle, et à la suite d'une désagrégation nucléinienne persistante on n'aperçoit plus, en fait d'appareil chromatique, que des tronçons de forme irrégulière que l'on peut considérer comme des nucléoles ou des fragments barbelés modifiés (fig. C). Ceux-ci font place plus tard à des éléments amincis et plus fins, disposés sous forme d'anneaux, de losanges, etc. (fig. D), qui se rétractent finalement sous l'aspect de segments très courts et épais (fig. E).

Ces anneaux et losanges tardifs et définitifs de l'ovule du Poulet ne représentent évidemment pas les anneaux des stades primitifs de l'ovogenèse. Dans les spermatocytes de premier ordre, les segments nucléniens finaux résultent d'une condensation des anneaux chromatiques en boules régu-

lières, conformément aux recherches de H. Schoenfeld (43). Pour l'ovogenèse des mammifères, R. Van der Stricht (53) démontre une transformation identique pour les segments annulaires de la vésicule germinative de l'ovule de Chatte. Nos recherches sur l'ovogenèse des oiseaux montrent des transformations beaucoup plus compliquées ; néanmoins les segments chromatiques définitifs proviennent également d'une condensation progressive des anneaux tardifs, apparus au troisième stade de la vitellogenèse.

Les processus de désagrégation nucléinienne et de chromatolyse provoquent des transformations notables au sein du suc nucléaire.

Déjà pendant la première phase de la vitellogenèse, la structure du caryoplasme change. Sous l'influence de la désagrégation des tronçons variqueux ou striés, les granulations colorables augmentent en nombre. Elles deviennent plus nombreuses encore au second stade ; le liquide clair tient en suspension une multitude de grains, très petits, serrés, engendrant de véritables filaments granuleux. Les photographies 48, 49, pl. VI, reproduisent cette image.

Au troisième stade de la vitellogenèse, la seconde catégorie d'images à filaments granuleux, colorables, persiste ; ces derniers éléments ont une tendance à prendre une disposition spéciale, perpendiculaire à la surface nucléaire, voisine de la membrane vitelline (fig. 6, pl. IV). On peut encore rencontrer une troisième catégorie de figures, caractérisées par l'existence d'un véritable réticulum colorable, dans les mailles duquel existe un liquide clair. Il résulte d'une sériation des granules chromatiques en question et d'une fusion de ces grains sous forme de filaments lisses. Nous sommes cependant porté à croire que cette formation réticulée résulte d'une action altérante des liquides fixateurs, et que la structure granuleuse et granulo-filamenteuse du suc nucléaire est plus conforme à la réalité.

L'approche de la maturation s'annonce par une décoloration graduelle des granulations nucléaires : celles-ci semblent

diminuer de volume et perdre leur colorabilité. Après la disparition de la membrane, le suc nucléaire doit s'être mêlé intimement avec le vitellus plastique, car il n'est plus possible de retrouver, en ce moment, de traces de ces parties constituantes du caryoplasme.

CHAPITRE IV.

L'œuf pendant la période de Maturation.

§ 1. — Transformations vitellines.

Nous avons décrit, dans le chapitre précédent, les phases principales de la vitellogenèse pendant la période de l'accroissement ovulaire. On peut se demander si ce processus continue encore pendant les mitoses de maturation et au stade d'expulsion des globules polaires.

O. Van der Stricht (52), Lams et Doorme (26), R. Van der Stricht (53) ont constaté que des modifications vitellines très importantes s'opèrent après la période d'accroissement chez les mammifères. Les oiseaux n'ont été guère étudiés à ce point de vue : Harper (18) décrit minutieusement les fuseaux de direction propres à cette seconde période de développement, mais il ne nous renseigne point sur les transformations vitellines.

Grâce à une série importante de préparations, dans lesquelles il nous a été donné de reconnaître l'étape exacte de la période de maturation, nous sommes à même de décrire les modifications vitellines, relativement simples, propres à ces ovules.

Il suffit de jeter un regard sur le pôle animal de l'oocyte de premier ordre, représenté par la photographie 65, pl. VII (œuf d'Hirondelle, 160 diamètres) et montrant le vitellus plastique (vp) avant la disparition de la membrane et du territoire nucléaires, et de le comparer à celui des œufs ovariques au stade du premier fuseau de direction (voir les phot. 69, et 70 de la planche VII : œufs de Pigeon, 160 diamètres), pour gagner la conviction que le vitellus formateur destiné à la segmentation a notablement augmenté en épaisseur et en largeur sur les dernières images.

L'épaisseur du disque plastique de la phot. 65 mesure à peine 0,125 millim., tandis que celle de la phot. 69 mesure 0,312 millim. Quant à la largeur de ce disque, elle atteint à peu près 1 millim. pour la phot. 65 ; pour la phot. 69 elle mesure 1,22 millim. Il résulte de là que les modifications essentielles, au début de la période de maturation, consistent dans une augmentation en épaisseur et en largeur de la zone de vitellus plastique.

La couche du vitellus blanc sous-jacent (*nP*, phot. 69) paraît au contraire notablement rétrécie ; les éléments vitellins plastiques se sont incontestablement multipliés aux dépens des éléments nutritifs indifférents sous-jacents.

De plus, la vésicule germinative a disparu en ce moment : elle est représentée sur les photographies 69 et 70 par un premier fuseau de maturation minuscule, visible en f' sous forme d'un grain très petit. Le fuseau de la photographie 70 est représenté grossi à 900 diamètres dans la photographie 71 (*f'*).

Si l'on continue la comparaison des photographies 65 et 69, l'on constate que, lors du premier fuseau de maturation, les boules vitellines de la couche plastique sont beaucoup plus petites, beaucoup plus nombreuses et plus tassées.

Enfin, parmi les parties constituantes du vitellus formateur, on observe une formation nouvelle, représentée par une série de vacuoles ou de vésicules à contenu clair, incolore, visible en *vap* (phot. 69 et 70). De diamètre variable, on les rencontre dans toute l'étendue du disque plastique, principalement dans le voisinage du fuseau de maturation. Il nous est impossible de déterminer la nature et l'origine de ce liquide.

Existe-t-il une relation entre la disparition de la membrane nucléaire suivie de l'envahissement du cytoplasme voisin par le suc nucléaire et la genèse de ces vésicules ? Le fait est probable, mais non démontré. Quoiqu'il en soit, il paraît assez logique d'attribuer cette extension aussi rapide du vitellus plastique à cette transformation de la

vésicule germinative, dont le rôle de foyer de vitellogenèse plastique continue à s'exercer, surtout au début de la période de maturation. HARPER (18) représente des vacuoles claires semblables dans sa figure 4 b, au sein du vitellus granuleux entourant la vésicule germinative d'un œuf de Pigeon, arrivé au stade final de l'accroissement. Dans sa figure 4 a, montrant la même image à un faible grossissement (50 diamètres), ces vacuoles ne sont pas visibles. L'auteur ne parle guère de ces éléments dans son texte, mais il les reproduit néanmoins dans ses figures, aux stades du second fuseau de direction, de la conjugaison des pronucléus et du premier fuseau de segmentation.

Au stade du second fuseau, les œufs d'Hirondelle représentés par les photographies 75 et 73, pl. VII (80 diamètres) possèdent un disque plastique d'une épaisseur de 0,20 millim. pour le premier, de 0,15 millim. pour le second, et d'une largeur moyenne de 1,25 millim.

Les diamètres du disque plastique augmentent par conséquent notablement pendant la seconde mitose de maturation, et cela surtout aux dépens du vitellus blanc sous-jacent.

Ce dernier diminue beaucoup en épaisseur dans les régions latérales de l'aire germinative où le deutoplasme jaune est séparé du disque plastique par une mince couche de vitellus blanc. (Nous avons marqué par une croix (×) ces régions latérales du disque plastique sur la phot. 73.)

Sous le segment du vitellus plastique, renfermant le second fuseau de direction (*f''* phot. 73), on aperçoit toujours un cône blanc, le noyau de PANDER (*nP*), dont le sommet se continue avec le cordon vitellin axial, aboutissant au latébra.

Il nous est impossible de déterminer exactement les transformations subies, à la période de maturation, par le latébra de PÜRKINJE.

Dans le but de fixer convenablement le disque germinatif, nous avons toujours détaché celui-ci du vitellus jaune,

profond, au centre duquel existe le latébra. Cette formation n'existe donc pas sur la plupart de nos préparations et il nous est impossible de dire vers quelle époque de la vitellogenèse elle disparaît.

Elle subit, probablement, le sort réservé au vitellus blanc axial sous-germinatif et au vitellus jaune. A mesure que l'œuf se segmente, les boules vitellines se désagrègent et fournissent les matériaux nutritifs indispensables à l'accroissement des sphères de segmentation.

§ 2. — Transformations nucléaires.

Notre but principal, nous l'avons déjà dit, est de mettre en lumière les différentes transformations vitellines, c'est à dire le processus de la vitellogenèse, aux différentes périodes de l'accroissement, de la maturation, etc. Nos préparations montrent cependant des détails intéressants, concernant les modifications nucléaires de ces stades, et il nous semble indispensable de les analyser de plus près.

Nos recherches, portant sur des oiseaux d'espèces fort différentes, confirment en partie les résultats obtenus par Harper (18) chez le Pigeon, mais elles s'en écartent aussi à différents points de vue.

Une question, hérissée de tant de difficultés et jusqu'ici abordée par un seul auteur, mérite de fixer notre attention.

Tout fait nouveau, toute image nouvelle et démonstrative, mise en lumière à l'aide de matériaux non étudiés, constitue évidemment une contribution intéressante à l'étude de cette période de l'ovogenèse, alors même qu'elle confirme simplement les résultats obtenus par d'autres.

Si Harper néglige l'étude de la vitellogenèse proprement dite, il analyse très minutieusement les figures nucléaires propres aux périodes de maturation et de fécondation.

Voici, en quelques mots, les conclusions auxquelles arrive l'auteur : Le premier fuseau de direction se forme dans l'œuf ovarique et la pénétration du ou des spermatozoïdes (car

l'auteur admet la polyspermie comme un phénomène tout-à fait normal chez les oiseaux) s'opère au moment de la rupture du follicule ovarique avant la pénétration de l'œuf dans l'oviducte. Deux à trois heures plus tard s'effectue la première segmentation de l'œuf dans l'oviducte. Le premier fuseau de maturation est formé par une plaque équatoriale de huit chromosomes, représentant des tétrades ou des dyades. Dans une zone hyaline, circonscrivant cette plaque, l'auteur constate la présence de noyaux spermatiques au nombre de 12 à 15. Le second fuseau siège dans une zone de protoplasme actif, plus clair, orientée sous forme de cône dont le fuseau occupe le sommet, dans le voisinage de la surface du disque germinatif. La plaque équatoriale du second fuseau est formée de huit dyades. Sur les sections longitudinales du premier et du second fuseau, l'auteur figure, aux sommets de la figure achromatique, des images qui en imposent incontestablement pour des centrosomes. Dans son texte, il s'exprime pourtant en ces termes : « Centrosomes are inconspicious, but a radiating arrangement of the alveoli may be out at the poles » (page 362). Et, dans ses conclusions, il ajoute : « Asters and centrosomes were found in the maturation stages, though not conspicuously developed. »

Si nous examinons minutieusement nos préparations, en les comparant à celles de HARPER, nous devons avouer qu'aucune de nos figures n'est comparable à celles de l'auteur américain au point de vue de la netteté.

La plupart de nos fuseaux sont tellement petits et tellement délicats que nous sommes heureux de pouvoir les reconnaître : que le lecteur en juge par les photographies 69 et 70, pl. VII, dont le grossissement est pourtant de 160 diamètres.

a) Premier fuseau de maturation.

Le premier fuseau de maturation se voit sur les photographies 69 et 70 (œufs de Pigeon), sous forme d'un grain foncé (*f'*) coloré en bleu par l'hématoxyline ; il est représenté

à 900 diamètres sur les photographies 71 et 72, pl. VII, et, pour plus de clarté, dessiné d'après nature sur les figures 8 et 9 de la planche IV.

L'axe de ce premier fuseau est légèrement oblique par rapport à la surface du vitellus, dont il est distant de quelques micra, à peine. Le fuseau (photographie 69, *f'*) siège incontestablement dans une aire de vitellus plastique plus claire, très vacuolaire (vap) moins colorée que les zones latérales, et qui s'étend jusqu'au vitellus blanc sous-jacent (*nP*).

La figure de maturation en question est constituée par deux parties différentes : une partie chromatique occupant l'équateur du fuseau, sous forme d'une plaque épaisse colorée en bleu intense. Elle est à peu près homogène dans la photographie 71 (dessin 8), c'est à dire que les segments chromatiques y semblent fusionnés.

Dans la photographie 72 (dessin 9), on constate la présence d'éléments chromatiques distincts, séparés, affectant la forme de boules homogènes ; on en compte au moins six, peut-être sept. Ce dernier fuseau paraît moins avancé en développement que le précédent.

Jamais nous n'avons pu apercevoir des images comparables à celles de Harper, où les segments chromatiques sont aussi distants.

La seconde partie du fuseau est représentée par la figure achromatique. Elle est à peine visible sur le dessin 9 ; par contre, on la voit assez bien sur le dessin 8 sous l'aspect de deux petits cônes, dont la base est appliquée contre la plaque chromatique. On aperçoit nettement une striation longitudinale dans chaque cône, due à la présence des fibres achromatiques, insérées, d'une part sur les segments nucléiniens, et convergeant plus ou moins vers le sommet du fuseau. Ce sommet paraît franchement tronqué et on n'y aperçoit aucune trace de centrosome. Chaque fuseau atteint, à peu près, une longueur de cinq à six μ, sur une largeur de six à sept μ. Il est donc plus large que long.

Autour de cette figure de maturation, on constate la pré-

sence d'une multitude de fines granulations vitellines, moins colorables que partout ailleurs, suspendues dans une masse cytoplasmique homogène, incolore ou colorable uniformément, en rose par l'éosine, en jaune par l'orange G. Dans quelques préparations on parvient à mettre en évidence, dans cette charpente intergranulaire, un système de filaments anastomosés (comparez à la fig. 10, pl. IV). Le vitellus plastique présente, pour le reste, une structure identique dans toute son étendue.

b) Second fuseau de maturation.

Un second fuseau de maturation existe sur la photographie 73, pl. VII (80 diamètres), en face du trait *f''*. Il est si petit et si peu coloré qu'il est impossible d'en apercevoir des traces sur cette image. Nous l'avons dessiné dans la fig. 13 (pl. IV) pour pouvoir en donner une description.

Il appartient à un ovule d'Hirondelle récolté directement après la déhiscence du follicule ovarique ; l'œuf n'était pas encore entré dans l'oviducte.

Ce second fuseau est constitué de deux parties : une plaque chromatique et une figure achromatique. La plaque équatoriale est extrêmement petite ; à l'aide de forts grossissements on peut l'analyser pourtant très bien. A première vue, elle se montre formée d'une double plaque ; chacune est représentée par une série de grains en nombre égal par plaque, qui ont l'air d'engendrer des espèces de tétrades de quatre grains. Ceux-ci correspondent à la coupe optique de deux segments chromatiques, légèrement incurvés en *v*, parallèles et siégeant de part et d'autre du plan équatorial. En réalité, chaque segment chromatique est divisé en deux moitiés incurvées, destinées à migrer chacune vers un pôle du fuseau.

L'ensemble de cette plaque offre à peu près la même largeur que celle du premier fuseau. Mais la figure achromatique est plus longue ; il en résulte que le second fuseau paraît plus grêle, moins massif que le premier.

Il a une direction légèrement oblique par rapport à la surface de l'œuf, et est à peu près attenant, par son pôle superficiel, à la membrane vitelline (*mv*).

Les deux cônes achromatiques du fuseau sont constitués de fibrilles insérées sur les segments nucléiniens ; le sommet des cônes est légèrement tronqué et les fibrilles convergent vers ce point. Les sphères attractives ne sont guère visibles. Les fuseaux de maturation des ovules d'oiseaux sont donc extrêmement petits, surtout si l'on tient compte de la grandeur de ces œufs discoblastiques. Néanmoins, on parvient à distinguer au microscope le second du premier, grâce à l'aspect différent des segments chromatiques et grâce à la disposition des figures achromatiques.

Nous devrions nous abstenir de tirer, de l'analyse des rares figures de maturation observées, des conclusions prématurées. Nous nous permettrons pourtant les considérations suivantes :

Il résulte de notre description que la partie chromatique du second fuseau, représentée par des segments nucléiniens doubles, incurvés en *v*, de chaque côté de l'équateur de la figure achromatique, offre la même morphologie que celle signalée par O. Van der Stricht (52, *c*) pour la plaque équatoriale du second fuseau des œufs de mammifères. Les boules nucléiniennes du premier fuseau rappellent incontestablement celles décrites par cet auteur dans l'œuf de Chauve-souris (comparez notre dessin 13, pl. IV, aux figures 16 *b* et 17 *a* de Van der Stricht, et à ses phot. 3 et 4, *f'*).

Dans l'œuf des mammifères ces boules s'allongent, s'étirent ensuite, et, avant la métacinèse, elles se présentent sous forme de bâtonnets épais, renflés vers le milieu de leur trajet.

En résumé, l'on peut donc dire que les segments chromatiques du premier et du second fuseau de l'œuf des oiseaux présentent une forme caractéristique, un aspect identique à celui des mammifères. Les transformations, subies par ces segments pendant les deux mitoses de maturation, sont

probablement identiques à celles des parties constituantes du premier et du second fuseau de maturation de l'œuf des mammifères.

Notre description des deux fuseaux de maturation ne concorde pas entièrement avec celle donnée par HARPER (18). De plus nous pouvons compléter cette étude par l'analyse de deux autres stades très intéressants, que l'auteur américain n'a point observés.

Le premier correspond au détachement et à l'expulsion du premier globule polaire (fig. 10, pl. IV). Il s'agit d'un œuf de Pigeon ovarique, entouré de son épithélium folliculaire (*ef*). Dans l'espace périvitellin (*ep*), rempli d'un liquide homogène coloré par l'orange *G*, on aperçoit un élément ovalaire (*gp*') bleu foncé. Il représente évidemment le premier globule polaire. Il est relié par un pédicule achromatique très court à la membrane vitelline (*mv*) voisine. Dans le voisinage immédiat de ce premier corpuscule de direction, on observe vers la surface du vitellus un amas de chromosomes globuleux, arrondis, représentant l'ébauche de l'étoile-mère du second fuseau de maturation. Il n'existe pas de trace de membrane nucléaire autour de ce groupe d'éléments nucléiniens. Cette image prouve qu'après l'expulsion du premier globule polaire, le noyau de l'ovule ne rentre pas au repos, mais engendre directement le second fuseau de direction.

L'autre stade observé est reproduit sur la figure 12, pl. IV. Il montre un dyaster (*dy*'') de la seconde mitose de maturation d'un œuf d'Hirondelle, tombé à peine dans l'oviducte.

Le pôle plastique de cet œuf est représenté sur la photographie 75, pl. VII, à 160 diamètres ; *dy*'' marque le siège de ce dyaster, que l'on voit en *dy*'' sur la phot. 74, pl. VII, à 900 diamètres.

Ce dyaster est formé par deux étoiles-filles, l'une profonde, formée de chromosomes en *v*, la partie incurvée de ce *v* étant dirigée vers le centre de l'ovule, et l'autre superficielle, dont les anses sont coupées transversalement et sont visibles

sous l'aspect de grains bleuâtres au niveau de la membrane vitelline. Au-dessus de cette étoile-fille périphérique, on aperçoit une petite éminence conique, claire, correspondant à la partie cytoplasmique, vitelline, du second globule polaire. Les deux étoiles-filles sont reliées par des filaments achromatiques très nets.

La première de ces figures, représentant l'expulsion du premier globule polaire à l'intérieur de l'ovaire (l'œuf est encore entouré de son épithélium folliculaire (*ef*)), démontre que le premier corpuscule de direction se forme et se détache à l'intérieur de la glande génitale.

L'ovule extraovarique est donc au stade du second fuseau de direction.

La seconde figure démontre que le second globule polaire est expulsé en dehors de l'ovaire, au moment de l'arrivée de l'œuf dans le premier segment de l'oviducte.

Ces conclusions, absolument indiscutables, nous semblent plus fondées et plus catégoriques que celles de HARPER qui, tout en insistant sur l'apparition du premier fuseau au sein de l'ovaire, ne donne pas d'indications précises au sujet de l'endroit où se détachent le premier et le second globule polaire.

c) Les globules polaires.

Le *premier globule polaire* se forme et est expulsé dans l'ovaire. La fig. 10, pl. IV, nous permet de voir cet élément dans un oocyte intraovarique de Pigeon dont la rupture folliculaire est imminente. L'œuf mesure 25 millim. de diamètre, les vaisseaux du follicule sont extrêmement turgescents ; il en est de même de ceux de la portion initiale de l'oviducte. Le globule en question est de forme ovalaire, très allongé, effilé à ses extrémités. Il est uniformément coloré en bleu, un pédicule achromatique très net le relie à la membrane vitelline, à partir de laquelle il n'est plus possible de le poursuivre au sein du vitellus.

Le grand diamètre du globule mesure 7 μ. C'est au sein de l'espace périovulaire (*ep*) que nous trouvons le globule expulsé; il circonscrit l'ovule de toutes parts et le sépare de la zona radiata.

Comme on le voit, le globule formé semble être constitué de chromatine seule, et on peut se demander si, dans ce cas spécial, cet élément mérite bien le nom de « cellule avortée » que les auteurs lui donnent. Pareille image est toutefois exceptionnelle.

La figure 13, pl. IV, montre un premier globule (*gp'*) expulsé chez l'Hirondelle, dans le voisinage du second fuseau (*f''*).

Il est piriforme et étranglé vers son milieu. Sa partie cytoplasmique prédomine ; les éléments nucléaires y sont réduits à un filament long et grêle, s'étendant au sein de la petite masse de protoplasme. Le plus grand diamètre du globule mesure 15 μ. Peut-on conclure de là que les dimensions du corpuscule de rebut augmentent après l'expulsion ? Nous ne pouvons répondre à cette question.

La fig. 14, pl. IV, et la photographie 77, pl. VII, représentent toutes deux un autre premier globule polaire (*gp'*) chez l'Hirondelle, à un stade que nous n'osons interpréter avec certitude : un dyaster de seconde mitose de maturation ou bien de première mitose de segmentation. Le globule est entièrement coloré en bleu intense, à tel point qu'il n'est guère possible d'analyser les éléments dont il se compose.

Le plus grand diamètre de ce globule mesure 7 μ ; celui-ci semble donc diminuer de volume aux stades ultérieurs des transformations ovulaires. Pareil fait est signalé chez les mammifères par Van der Stricht, Lams et Doorme.

L'étude comparée de ces trois premiers globules polaires nous permet de déclarer que ces corpuscules sont éminemment variables de forme, de volume, de structure. Ils sont très petits, sont constitués par un cytoplasme très réduit (jamais aussi abondant que celui décrit par Harper chez le Pigeon), exempt de globules ou de vacuoles vitellines et

par un appareil nucléinien, représenté par des grains et des bâtonnets chromatiques, qui dégénèrent sans engendrer de noyau au repos.

La formation du *second globule polaire* débute au sein de l'ovaire ; son expulsion a lieu, après la déhiscence folliculaire, dans les toutes premières portions de l'oviducte.

La figure 11, pl. IV, représente un second globule polaire d'un œuf de Pigeon, récolté au niveau du tiers supérieur de l'oviducte. Ses caractères morphologiques ne nous permettent pas de le distinguer du premier ; nous le considérons comme second globule à cause de son siège dans le voisinage immédiat du pronucléus femelle (*prf*), tandis que l'autre globule (le premier) en est distant de l'épaisseur de 6 coupes de 5 μ.

Ce second corpuscule de rebut est formé d'une masse cytoplasmique ovalaire, au milieu de laquelle les tronçons chromatiques se montrent sous forme de bâtonnets, de grains sériés. Le grand diamètre du globule mesure 7 μ. On n'y aperçoit ni mitochondries, ni boules vitellines. Comparé au premier (non reproduit), il n'en diffère guère : sa taille, son aspect sont identiques ; seule la chromatine y est plus fragmentée.

Il nous est impossible, en présence des rares observations qu'il nous a été donné de faire, d'insister sur la morphologie différentielle des globules de rebut chez les oiseaux.

Les faits suivants sont cependant incontestables :

1°) Le premier globule polaire est expulsé dans l'ovaire, le second dans l'oviducte ;

2°) Ces éléments sont essentiellement variables : leur chromatine et leur cytoplasme diffèrent de structure et en abondance suivant les espèces et les individus ;

3°) Il est presqu'impossible, en raison de cette variabilité de morphologie, de distinguer le premier globule du second ;

4°) Ces éléments sont éphémères ; ils diminuent rapidement de volume et on ne les retrouve plus guère aux premiers stades de la segmentation de l'œuf.

Les figures 11 et 12, pl. IV, infirment la conclusion de Harper, d'après laquelle le second globule ne se formerait dans l'oviducte qu'après la pénétration du spermatozoïde.

Sur la figure 12 (œuf d'Hirondelle), l'on observe la formation du second globule polaire, et, sur les coupes de l'œuf de Pigeon de la figure 11, l'on retrouve parfaitement les deux globules polaires, malgré l'absence, dans le vitellus, de tout germe mâle.

Il n'y a donc pas lieu de s'arrêter à cette question posée par Lécaillon (27) : « Mais alors, si le spermatozoïde ne pénètre pas dans l'œuf, se forme-t-il un second globule polaire ? »

En réalité, l'œuf des oiseaux expulse deux corpuscules de rebut pour opérer sa maturation ; cette expulsion se fait sans le concours du spermatozoïde, et la fécondation, c'est à dire la pénétration du germe mâle, se fait dans un ovule mûr.

CHAPITRE V.

L'œuf pendant la période de Fécondation.

§ 1. — Transformations vitellines.

Les modifications du vitellus pendant la période de fécondation sont peu appréciables. Toutefois, il faut admettre que la vitellogenèse, c'est à dire le développement du vitellus plastique, continue progressivement.

Si l'on compare un œuf au stade de la maturation à un autre, au stade de la fécondation, on est frappé de l'extension de plus en plus notable du disque formateur de ce dernier. Ce fait résulte de la comparaison de l'oocyte de la photographie 69, pl. VII, à celui de la photographie 76, pl. VII, appartenant tous deux au Pigeon et grossis à 160 diamètres. Le premier de ces œufs contient un premier fuseau (*f'*), déjà étudié (fig. 8, *f'*, et phot. 72, pl. VII) ; le second présente un pronucléus femelle (*prf*), reproduit par la figure 11 (pl. IV).

Si l'augmentation en épaisseur du disque formateur (*vp*), propre au second oocyte, n'est pas aussi évidente vers sa partie centrale axiale (phot. 76), elle est indéniable au niveau des régions latérales, dont le diamètre a, à peu près, doublé.

A côté de cette augmentation en épaisseur et en étendue du vitellus formateur, il s'opère une transformation intéressante dans la profondeur, à la surface du deutoplasme jaune. Les boules vitellines du noyau de Pander (*nP*, phot. 69) sont bien plus serrées et d'épaisseur plus uniforme au stade de la fécondation (phot. 76, *nP*). Elles prennent de plus en plus les caractères propres aux granulations vitellines plastiques ; elles deviennent plus régulières, petites, nombreuses et sont plus tassées. Nous ne dirons pas que le noyau de

Pander a disparu complètement à ce stade (phot. 76), mais il nous semble qu'il est en voie de disparition.

Les boules du vitellus jaune les plus superficielles, les plus rapprochées du vitellus blanc en voie de transformation, se modifient à leur tour. On les voit se diviser, se fragmenter en granulations plus petites, propres au noyau de Pander. En un mot nous assistons à une transformation successive de certaines parties du vitellus jaune en vitellus blanc et du vitellus blanc en vitellus plastique.

De plus, à certains endroits de ce noyau de Pander en voie de disparition, on observe des zones ou des nappes d'épaisseur variable, exemptes de globules, témoignant d'un processus de liquéfaction partielle de ces éléments, en vue de la nutrition de l'aire germinative superficielle. L'œuf dépourvu de son épithélium folliculaire, et arrivé à l'intérieur de l'oviducte, utilise donc son deutoplasme proprement dit pour l'accroissement de ses parties constituantes essentielles : le vitellus formateur.

Des nappes liquides existent déjà à des stades antérieurs (phot. 63, 65, pl. VII, etc.); leur siège est, du reste, variable ; mais, dès à présent, il apparaît une couche plus constante, existant régulièrement, que nous désignerons sous le nom de « fente sous-germinale » (phot. 73, *csg*). Harper figure une pareille zone sous-germinale pour un œuf de Pigeon au stade du premier fuseau de maturation (sa figure 5 c.), sous le nom de « layer of substance free from deutoplasmic granula ».

Enfin, une modification intéressante s'observe au sein du disque plastique : dans les régions centrales de ce dernier apparaissent des zones moins granuleuses, manifestement plus pâles, au voisinage immédiat des éléments nucléaires. Harper les appelle « area of active protoplasm ».

Pareille zone est visible sur la photographie 69 ; elle est marquée encore sur la figure 18, *zpn* (pl. IV). Dans la première existe un premier fuseau de maturation, dans la seconde un premier fuseau de segmentation. On voit encore ces couches sur les photographies 75, 73, 78, *zpn*, etc. ;

nous leur attribuons une importance relativement grande, car dans leur voisinage on retrouve les parties constituantes du noyau. Elles représentent donc des points de repère indispensables pour la recherche de fuseaux, pronucléus, etc. presqu'imperceptibles aux grossissements ordinaires.

§ 2. — Transformations nucléaires.

(Genèse et Évolution des pronucléus).

Harper a figuré et décrit une splendide série des stades successifs de genèse, d'accroissement et de conjugaison des deux pronucléus de l'œuf de Pigeon.

Sa figure 25 montre l'origine du noyau ovulaire sous forme d'un îlot de chromosomes fusionnés ; ses figures 25 et 26 représentent la reconstitution et le développement de ce pronucléus. Dans ses dessins 10, 11, 12, il représente le rapprochement des deux pronucléus, fusionnés en un noyau unique dans sa figure 13.

Dans notre dessin 15, pl. IV, nous avons reproduit, en combinant deux coupes d'un œuf de Moineau, récolté au tiers supérieur de l'oviducte, un stade intéressant et assurément fort rare, qui n'a pas été observé par Harper.

Sur la première coupe, on aperçoit, à une distance relativement grande de la surface du vitellus, à peu près vers l'union du tiers superficiel et des deux tiers profonds du disque plastique, un pronucléus femelle (*prf*) en voie de reconstitution. Les contours en sont encore irréguliers, il est très petit, mais il montre déjà une membrane nucléaire, circonscrivant un caryoplasme pâle, coloré en rose par le rouge Congo.

Sur la coupe suivante, on observe le spermatozoïde (*sp*), dont la plus grande partie de la queue est visible sous la forme d'un filament mince, onduleux, coloré en bleu par l'hématoxyline et dont l'extrémité postérieure est dirigée vers la surface du vitellus. Cette queue est détachée de la tête, visible dans le voisinage de l'extrémité antérieure, la plus épaisse, du filament caudal, sous l'aspect d'un petit amas

chromatique, d'un bleu intense. A cet amas nucléinien est adhérent un corps irrégulier, très peu coloré, à membrane extrêmement mince. Nous assistons là, en réalité, à la transformation de la tête du spermatozoïde en pronucléus mâle.

Cette figure ne ressemble guère à celles de HARPER ; en 7*a*, cet auteur représente une queue de spermatozoïde après sa pénétration. Elle est beaucoup plus épaisse et de morphologie toute différente. Il désigne tous les dessins 7*a-h* sous la rubrique : « stages in transformation of entering sperms ». L'auteur ne nous dit pas si le stade 7*a* se rapporte au pronucléus mâle ou à l'un des nombreux noyaux spermatiques supplémentaires.

Sur notre dessin 15 (*znp*), on voit que les deux pronucléus siègent dans une zone rosée, peu granuleuse, du vitellus plastique.

La photographie 76, pl. VII, montre, à 160 diamètres, le pôle plastique d'un œuf de Pigeon, renfermant un jeune pronucléus femelle, voisin du second globule polaire (*gp*''). A ce grossissement, on ne distingue guère le noyau ovulaire ; il est représenté par la figure 11 (pl. IV).

Le petit pronucléus femelle (*prf*) en question est très pâle, un peu plus volumineux que celui de la figure précédente (fig. 15). Les contours sont plus nets, il est arrondi et renferme deux, trois nucléoles nucléiniens très ténus. Par sa structure il paraît un peu plus avancé en développement que le précédent ; toutefois, il siège plus superficiellement dans le voisinage immédiat du globule polaire (*gp*''). Sous ce rapport il paraît donc en retard sur le noyau femelle de la figure 15.

A l'intérieur du vitellus, on ne trouve aucune trace de spermatozoïde ; dans le voisinage du second globule polaire, on observe, au sein de la zone pellucide entourant l'espace périvitellin, un élément allongé (*sp*), effilé, coloré vivement et terminé par un renflement ovalaire. Il s'agit évidemment d'un spermatozoïde sur le point de traverser la membrane vitelline.

Un autre œuf de Pigeon (non représenté), récolté au tiers supérieur de l'oviducte et dont les deux globules polaires sont bien visibles, montre deux noyaux d'un volume à peu près double des précédents. Ils siègent plus profondément dans l'épaisseur du vitellus plastique et sont encore très distants l'un de l'autre. Ils sont excessivement pâles, peu colorables, et doivent représenter les deux pronucléus plus avancés en développement.

Nous n'avons pu observer des stades plus avancés de la conjugaison des pronucléus, analogues à ceux figurés par HARPER.

Il résulte de cette étude de la fécondation de l'œuf des oiseaux, que les transformations vitellines continuent et progressent graduellement. Elles ont pour résultat l'élargissement et l'extension en épaisseur du disque de vitellus formateur aux dépens du vitellus blanc sous-jacent et même de la partie la plus voisine du vitellus jaune.

La fécondation proprement dite est opérée par la pénétration d'un spermatozoïde complet. Le filament caudal du germe mâle pénètre dans le vitellus et persiste pendant un certain temps dans le voisinage immédiat de la tête du spermatozoïde. Celle-ci se gonfle et engendre un petit pronucléus très pâle, au sein duquel la chromatine s'est ramassée en un amas compact.

Le noyau ovulaire, d'autre part, reconstitué et devenu pronucléus femelle, présente des contours irréguliers, lobuleux. Plus tard, il se montre arrondi et devient plus volumineux.

CHAPITRE VI.

L'œuf au début de la Segmentation.

§ 1. — Transformations vitellines.

Harper décrit un premier fuseau de clivage d'un œuf de Pigeon, situé au centre d'une aire vitelline étroite et libre de granules. Les centrosomes et les asters sont « indistincts ». Le cytoplasme, entourant le fuseau, montre une couche externe hyaline et une centrale, plus granuleuse. Celle-ci s'allonge dans le sens de l'axe du fuseau, et montre des mouvements amœboïdes, car elle est lobée à sa périphérie.

Il figure ensuite (fig. 15) les deux premiers noyaux de segmentation, distants, reconstitués et arrondis, au milieu de cette zone de cytoplasme plus clair, laquelle est sur le point de se cliver en deux et dont la partie périphérique envoie des prolongements dans le vitellus voisin. Toujours sur des coupes tangentielles de l'ovule, il montre ensuite les deux premiers blastomères séparés ; chacun présente un noyau vers le centre de ce même vitellus pâle, à contours irréguliers. L'un des deux blastomères est plus « hyaloplasmique » que l'autre et se montre plus « amœboïde ». L'auteur figure aussi des images à plat, montrant la segmentation superficielle de l'œuf en deux, quatre, huit, seize blastomères ainsi que le « clivage accessoire » autour des noyaux spermatiques. Comme on le voit, la question de la vitellogenèse est accessoire pour l'auteur américain. Elle est essentielle pour nous et nous mène à rechercher si, au stade de la segmentation, le vitellus, surtout plastique, subit encore ces transformations. Nous aurons l'occasion, en même temps, de contrôler les données de l'auteur au sujet de l'existence, de la structure éventuelle des zones « hyaloplasmiques », etc., signalées plus haut.

Nous tenons à comparer sous ce rapport trois cicatricules d'œufs segmentés avec d'autres se rapportant aux stades précédents et ensuite à comparer ces disques plastiques entr'eux. Il s'agit des ovules suivants :

1) Un œuf d'Hirondelle à deux blastomères ; il est photographié au nº 78, pl. VII, à 80 diamètres, grossi à 500 diamètres sur la phot. 79, enfin dessiné sur la fig. 16, pl. IV ;

2) Un œuf de Moineau à quatre blastomères ; le dessin 17, pl. IV, en montre une coupe ;

3) Un œuf d'Hirondelle à huit blastomères ; il est représenté vu à plat sur la figure 20 pl. IV. La photographie 80, pl. VII, en reproduit une section.

Le premier de ces œufs est surmonté d'un disque plastique de $\frac{0,10}{1,00}$ millimètres, qui chez le troisième mesure $\frac{0,15}{1,00}$ millim.

Il est incontestable que la plus grande largeur de la cicatricule, de 1,00 millim. pour l'œuf d'Hirondelle à deux blastomères, de 1,20 millim. pour l'œuf de Moineau à peu près au même stade, de 1,00 millim. pour l'œuf d'Hirondelle à 8 blastomères, ne subit que de légères modifications durant cette étape de la segmentation. Au lieu d'avoir augmenté, elle a plutôt diminué.

Mais si nous comparons ces cicatricules à celles des stades antérieurs, cette diminution de volume devient manifeste : La planche VII montre deux photographies d'œufs d'Hirondelle à 80 diamètres: la première (phot. 78) est celle, étudiée plus haut, à deux blastomères ; la seconde (phot. 73) est celle d'un ovule en maturation. Il suffit de les comparer superficiellement pour constater la diminution de volume du vitellus plastique au début de la segmentation.

Le premier disque mesure $\frac{0,10}{1,00}$; le second mesure $\frac{0,20}{1,25}$ millim.

Sous ce rapport il est intéressant de comparer l'œuf des mammifères à celui des oiseaux. D'après les recherches de

Van der Stricht, de Lams et Doorme, l'ovule des mammifères diminue de diamètre pendant la période de maturation, de fécondation et parfois au début de la segmentation.

Une diminution des diamètres du disque plastique des œufs d'oiseaux nous paraît incontestable au début de la segmentation.

Il se pose maintenant la question de savoir si cette diminution de volume est accompagnée de modifications de structure du vitellus formateur.

Ces transformations sont peu importantes ; elles se réduisent surtout à une diminution de volume des granulations vitellines les plus superficielles du disque plastique.

Autour de chacun des noyaux de blastomères (*nb*, phot. 79, pl. VII et fig. 16, pl. IV) existe une zone périnucléaire de vitellus pâle (*zpn*), unique au stade précédent. Cet endoplasme est peu colorable, à granulations plus fines, à vacuoles particulièrement nombreuses ; il correspond probablement à la couche hyaloplasmique de Harper.

Ne possédant que des coupes transversales à travers le pôle animal des œufs, il nous est impossible de comparer ces images avec les sections tangentielles de l'auteur américain.

La phot. 78 du même œuf à un grossissement plus faible (80 diamètres) montre la cicatricule dans toute son étendue. On aperçoit, outre les deux zones périnucléaires, d'autres aires irrégulières d'un aspect identique, tendant à prouver que ces couches pâles montrent une disposition assez irrégulière et ne sont pas toujours en rapport avec un territoire nucléaire de blastomère, à moins d'admettre qu'elles ne soient engendrées par un simple caprice du réactif décolorant.

A des stades plus avancés du clivage, par exemple à celui de huit sphères de segmentation (la phot. 80 en montre deux), ces images sont cependant plus régulières, en ce sens que chaque blastomère montre une zone centrale (*zpn*), qui atteint la surface vitelline, moins granuleuse, colorable par

l'orange G. Autour d'elle existent des couches de plus en plus foncées, de plus en plus grossièrement granulées. Le noyau occupe parfois le milieu de la couche centrale, mais, dans quelques sphères de segmentation, il empiète manifestement sur les couches plus périphériques (*nb*, phot. 80).

Au début de la segmentation du disque, les plans de clivage sont d'autant plus prononcés et plus nets qu'ils sont plus rapprochés de la surface de l'aire embryonnaire (fig. 17). Ils apparaissent d'ailleurs superficiellement et s'étendent graduellement dans la profondeur, en entamant incontestablement toute la masse décrite comme vitellus formateur. Toutefois, les traces de délimitation cellulaire font défaut au niveau des parties périphériques, latérales et profondes des premiers blastomères, où le vitellus formateur reste plus ou moins confondu avec le deutoplasme voisin.

Enfin, à mesure que la segmentation progresse, la fente sous-germinale, remplie par un liquide parsemé de quelques rares boules vitellines, s'accentue davantage, et, à des stades plus avancés, elle engendre manifestement la cavité ou fente sous-germinale, signalée par la plupart des auteurs (phot. 81, *csg*).

Existe-t-il au début de la segmentation de l'œuf des oiseaux une couche vitelline qui ne participe pas à la segmentation, et qui sépare la cavité sous-germinale, ébauchée, du vitellus formateur proprement dit, superficiel ? La photographie 80, déjà analysée, démontre clairement la présence de cette zone indivise, par conséquent de nature deutoplasmique. Elle est formée de boules vitellines moins serrées et notablement plus volumineuses ; elle représente toujours la couche de vitellus blanc primitif, un reste du noyau de Pander. On la reconnaît facilement, car les plans de clivage, séparant les premiers blastomères, ne l'entament point.

Elle doit être considérée comme deutoplasmique et pas du tout comme plastique, car elle n'intervient pas directement dans la constitution des premières sphères de segmentation.

Sur la figure 17, pl. IV, on constate une éminence, vers le centre ou le milieu de cette zone de vitellus blanc ; son sommet, indivis, correspond à la partie profonde du premier plan de clivage.

Il nous est impossible de déterminer exactement le stade de la segmentation de l'œuf où s'opère la disparition complète de cette couche vitelline, séparant le segment formateur proprement dit de la fente sous-germinale.

Un œuf d'Hirondelle, extrait de l'oviducte, à blastomères nombreux, démontre que cette zone disparaît incontestablement, et cela au profit du vitellus formateur, car les blastomères profonds, nettement délimités, sont en rapport immédiat avec la cavité sous-germinale sous-jacente.

A ce niveau il ne persiste plus une trace de couche vitelline indivise. La photographie 81, pl. VII d'un œuf d'Hirondelle en segmentation plus avancée, démontre aussi la présence de cette cavité sous-germinale (*csg*), surmontée de l'aire embryonnaire.

§ 2. — Transformations nucléaires.

Au stade de la conjugaison des pronucléus fait suite l'apparition de la première mitose de segmentation. Nous avons eu l'occasion d'observer la métacinèse de celle-ci dans un œuf de Poule, récolté au tiers supérieur de l'oviducte. Cette préparation, très rare et absolument démonstrative, est reproduite par la figure 18 (pl. IV).

Elle représente deux étoiles-filles (*ét*), coupées parallèlement à l'axe de la figure achromatique, dont elles occupent à peu près les pôles. Chaque aster forme une petite masse chromatique compacte, constituée par des chromosomes tassés du côté des pôles, à extrémités écartées et libres, dirigées vers l'équateur du fuseau. Ces dernières sont reliées par des fibres unitives, colorées. A un grossissement convenable, on observe une sphère attractive à chaque pôle de la figure achromatique, représentée par un aster de filaments incolores,

radiairement disposés autour du centrosome. Celui-ci est visible à droite sous l'aspect d'un corpuscule central, entouré d'une aréole claire.

A noter aussi le siège relativement profond du fuseau de segmentation, au sein de la zone périnucléaire, qui se présente comme une traînée de vitellus plus pâle et qui se prolonge jusqu'à la membrane vitelline (*zpn*).

Disons quelques mots ici d'une figure douteuse représentée par deux étoiles-filles ; elle se rapporte à un œuf d'Hirondelle, récolté dans les régions supérieures de l'oviducte. Malheureusement, nous ne pouvons déterminer très exactement le stade de son évolution. Elle est reproduite sur la photographie 77, pl. VII, et sur le dessin 14 (pl. IV). Sur ces images, on aperçoit deux petits amas chromatiques (*ét*), sous forme d'étoiles formées de filaments nucléiniens, très serrés dans l'amas du côté gauche, moins rapprochés dans celui du côté droit. Ces étoiles-filles sont reliées par des filaments achromatiques unitifs, visibles même sur la photographie.

Elles représentent donc un stade dyaster, voisin d'un globule polaire (*gp*'). Nulle part on ne voit une trace de second globule, entièrement ou partiellement détaché du vitellus. Cette constatation nous porte à discuter la signification de la figure mitosique en question.

Représente-t-elle des étoiles-filles d'un second fuseau de maturation ou bien d'une première division de l'œuf ? En faveur de la première idée plaident l'absence d'un second globule polaire et le siège superficiel de la figure mitosique, beaucoup plus profond pour celui du dyaster de segmentation figuré par la figure 18 (pl. IV).

Avouons cependant que l'absence du corpuscule de rebut peut s'expliquer par un défaut quelconque de technique ou bien par une atrophie très rapide. Quant au siège relativement superficiel des étoiles-filles, il peut dépendre de l'espèce d'oiseau. La figure 14 se rapporte à un œuf d'Hirondelle ; la figure 18 à un ovule de Poule. De plus, il ressort de notre

description du second fuseau de maturation que l'axe de la figure achromatique est à peu près perpendiculaire à la surface du vitellus. On décrit chez les mammifères des fuseaux de maturation paratangentiels, c'est à dire plus ou moins parallèles à la périphérie de l'ovule, capables d'engendrer des étoiles-filles à direction identique (LAMS, chez le Cobaye) ; mais ils subissent plus tard une rotation avant l'expulsion du globule polaire. Si la figure 14 se rapporte à un stade de genèse du second corpuscule de rebut, il faut admettre qu'il peut exister chez les oiseaux des seconds fuseaux paratangentiels, fait que, ni HARPER, ni nous-même n'avons observé.

Pour tous ces motifs, nous sommes porté à croire que le dyaster en question représente en réalité un stade d'anaphase de la première mitose de segmentation.

La fig. 16, pl. IV (phot. 79, pl. VII) représente les deux noyaux d'un œuf d'Hirondelle, segmenté en deux ; ils sont petits, arrondis, munis d'un réticulum fin, garni de grumeaux chromatiques.

Nous trouvons sur quelques pièces, notamment sur l'ovule dont une coupe est représentée par la figure 17 (Moineau, quatre grands blastomères), sur celui de la figure 18 (Poulet, premier fuseau de segmentation) et sur d'autres œufs en voie de segmentation plus avancée, des noyaux supplémentaires, siégeant à la périphérie du disque germinatif, près de la surface du vitellus. Ils correspondent évidemment à des têtes de spermatozoïdes supplémentaires, pénétrés à l'intérieur du vitellus.

Ces noyaux spermatiques existent dès le début de la segmentation ; nous en trouvons, par exemple, deux sur des sections relativement éloignées du dyaster de la figure 18. En général, ils sont plus petits et moins chromatiques que ceux provenant de la division des pronucléus conjugués ; ils ne sont pas entourés, comme ces derniers, de territoires périnucléaires finement granuleux.

Le vitellus environnant est entamé, du côté de la surface,

par de petits sillons superficiels, peu profonds (fig. 21, pl. IV). L'existence de ces plans de clivage prouve que l'ovoplasme, circonscrivant ces noyaux, peut subir une segmentation incomplète.

Ces éléments, désignés par Rückert sous le nom de mérocytes, semblent s'incorporer véritablement au disque segmenté (comparez la figure 21 à la figure 22, pl. IV). Nous n'avons, malheureusement, pas pu poursuivre leur évolution aux stades plus avancés du clivage de la cicatricule.

Remarquons cependant que les auteurs ayant étudié l'œuf non fécondé des oiseaux, surtout LÉCAILLON (27), signalent « la présence de noyaux cellulaires dans la partie non segmentée de l'œuf non fécondé... » « ...c'est surtout dans le voisinage des éléments les plus périphériques de la partie segmentée qu'on les rencontre. On peut en trouver aussi, mais plus rarement, dans le vitellus non segmenté qui borde la cavité sous-germinale... etc. »

Donc, dans l'œuf non imprégné de l'oiseau, l'on rencontre aussi des noyaux supplémentaires.

Nous ne sommes pas en état de contrôler ces recherches au sujet des œufs parthénogénétiques des oiseaux ; aussi, nous ne savons pas si la morphologie des noyaux accessoires de ces ovules est identique à celle des noyaux spermatiques. Les premiers dérivent vraisemblablement d'un processus de division anormale répétée du noyau ovulaire non fécondé.

Nous tenons à ajouter, que jamais nous n'avons pu constater un nombre aussi considérable de noyaux spermatiques que celui figuré par HARPER ; leur présence, du reste, ne paraît pas constante, car nous n'en retrouvons pas de traces sur la plupart des œufs au début de la segmentation.

CONCLUSIONS.

Transformations vitellines a la période d'accroissement.

Première phase de la vitellogenèse.

Le *corps vitellin* du jeune oocyte d'oiseau persiste, au milieu de la couche vitellogène, au début du stade d'accroissement intrafolliculaire. Avant de devenir invisible il peut, comme dans l'œuf des mammifères, subir une division en deux, trois, quatre corps dérivés.

La *couche vitellogène* ou palléale est constituée de formations mitochondriales diverses: mitochondries, chondriomites, chondriocontes, se montrant myélinogènes sous l'influence du réactif de Sjövall.

Grâce à la méthode en question, de même que par la coloration au violet-cristal de Benda, on peut se convaincre que ces formations ont une autre constitution chimique que la nucléine et ne dérivent pas de cette dernière.

La morphologie de ces dérivés mitochondriaux diffère d'après les espèces d'oiseaux : Poulet, Hirondelle, Pigeon, etc. L'ovoplasme de chacun d'eux possède ses caractères propres dès le début de l'ovogenèse.

La désagrégation de la couche palléale s'opère grâce à un envahissement graduel de l'exoplasme par les formations mitochondriales du croissant vitellogène. Elle est précédée souvent par une fragmentation grossière en amas multiples, volumineux, qui subissent ensuite une désagrégation intégrale.

Ce processus de dissociation de la couche vitellogène provoque l'apparition d'un ooplasme uniforme à mitochondries régulièrement réparties.

Ce stade paraît fugace, car rapidement on constate la genèse d'une zone corticale mitochondriale étroite, d'une zone endoplasmique à travées mitochondriales anastomosées à mailles larges et d'une zone exoplasmique à mailles plus petites.

Au stade de l'accroissement extrafolliculaire et au début de l'accroissement intrafolliculaire de l'œuf d'oiseau, le premier centre de vitellogenèse est représenté par le croissant vitellogène. Il se développe autour du corps vitellin sous l'influence des échanges nutritifs émanant de la vésicule germinative.

Un second centre apparaît ensuite vers la couche la plus périphérique du vitellus, en contact avec l'épithélium folliculaire, sous l'aspect d'une zone mitochondriale corticale, au sein de laquelle sont élaborées constamment des formations mitochondriales nouvelles, sous l'influence des matériaux nutritifs émanant de l'épithèle voisin.

Ces deux centres persistent pendant toutes les étapes de la vitellogenèse, car ils provoquent des images spéciales, le premier au sein de la zone périnucléaire ou endoplasme, le second autour de l'exoplasme, dans le voisinage immédiat de la couche mitochondriale corticale.

Le premier foyer nucléaire se montre particulièrement actif au début ; le second foyer périphérique fait sentir son influence un peu plus tard dans les ovules plus développés.

Les *premières boules graisseuses* représentent incontestablement les premiers vestiges du vitellus nutritif de l'œuf des oiseaux. Elles se montrent d'abord au pourtour du croissant vitellogène, gagnent ensuite d'autres régions du cytoplasme ; mais elles engendrent généralement, chez les oiseaux étudiés, un capuchon nucléaire graisseux et une couche corticale granulo-graisseuse.

Le capuchon nucléaire graisseux se développe surtout sous l'influence de la vésicule germinative, tandis que la couche corticale graisseuse apparaît grâce à l'activité du foyer périovulaire, folliculaire.

Les mitochondries constituent une étape intermédiaire entre les courants nourriciers et les boules graisseuses deutoplasmiques.

Seconde phase de la vitellogenèse.

La seconde phase de la vitellogenèse est caractérisée :

1°) Par l'apparition de *vésicules claires vitellines* dans le voisinage de la zone granulo-graisseuse corticale d'abord, où elles engendrent une *couche vacuolaire périphérique*, s'étendant graduellement vers le centre du vitellus. Une seconde zone vacuolaire apparaît autour du noyau et empiète progressivement sur l'endoplasme ovulaire : nous l'avons appelée *zone vacuolaire périnucléaire*. Ces deux couches de vésicules claires se confondent au niveau du pôle animal de l'oocyte, entre le noyau excentrique et la membrane ovulaire; elles forment à cet endroit un *capuchon nucléaire vacuolaire* coiffant la vésicule germinative.

2°) Par l'apparition des *premières boules vitellines*, au sein de l'exoplasme d'abord, de l'endoplasme ensuite.

Elles résultent : *a*) d'une transformation directe des mitochondries grossières, propres aux travées de l'endo- et de l'exoplasme, sous l'influence du foyer central et du foyer cortical folliculaire.

b) d'une différenciation spéciale au sein et aux dépens du contenu des vésicules claires vitellines.

A ce moment, la zone vacuolaire corticale se transforme en une couche nouvelle, *la couche corticale compacte*, caractérisée par la présence d'une gangue vitelline dense, parsemée d'une multitude de petites vacuoles claires renfermant une boule vitelline.

Elle représente une formation transitoire, car elle se transforme sous l'influence du foyer cortical, grâce à une genèse rapide de vacuoles et de boules qui dépriment et amincissent graduellement la gangue vitelline dense, interalvéolaire.

La zone corticale compacte est remplacée, à un moment

donné de la vitellogenèse, par une *couche vitelline périphérique*, renfermant des grains vitellins de diverses grandeurs.

A ce stade de l'accroissement de l'œuf, on compte, du centre vers la périphérie du vitellus, une série de couches successives :

1) La zone endoplasmique à boules vitellines petites.

2) La zone exoplasmique à boules plus volumineuses.

3) La zone périphérique, siège de néoformation de granulations vitellines. La couche mitochondriale corticale sépare cette dernière de la membrane ovulaire.

Des boules graisseuses persistent toujours au sein des zones vitellines périphérique et exoplasmique, parfois même dans la couche endoplasmique, surtout dans le voisinage de la vésicule germinative.

Durant cette élaboration des boules vitellines, on peut toujours se convaincre qu'il existe une relation étroite entre mitochondries, boules graisseuses, vacuoles claires, boules vitellines. Ces formations différentes ne se transforment pas directement les unes dans les autres (à part cependant quelques mitochondries grossières qui engendrent directement des boules vitellines) ; mais elles sont élaborées les unes aux dépens des autres.

Au pôle animal de l'œuf, le capuchon nucléaire disparaît en même temps que le noyau se rapproche de la surface vitelline. Il engendre les parties constituantes d'un vitellus spécial, plus parfait, caractérisé par la délicatesse et la finesse des granulations vitellines. Ce dernier représente l'ébauche du vitellus plastique ou formateur, destiné seul à la segmentation.

Troisième phase de la vitellogenèse.

La troisième phase de la vitellogenèse est caractérisée :

1°) Par des transformations au pôle végétatif, consistant surtout en une augmentation de volume des boules vitellines du deutoplasme.

A la surface de l'ovule on aperçoit encore, au début de cette phase, la persistance de la zone vitelline périphérique.

A la fin du stade d'accroissement cette zone est toujours distincte grâce à ses globules nombreux et de calibre variable; elle constitue la couche de vitellus blanc périphérique, développé sous l'influence du foyer cortical folliculaire. Elle entoure la zone de vitellus jaune engendrée surtout par la couche exoplasmique.

Les boules vitellines de la zone endoplasmique s'accroissent sous l'influence du foyer nucléaire et engendrent le vitellus blanc axial de l'œuf : le latebra de PÜRKINJE relié par le cordon vitellin au noyau de PANDER.

2) Par la différenciation du vitellus plastique sous la forme d'un disque convexo-concave, enchâssant la vésicule germinative et constitué par des granulations vitellines très fines et très serrées.

Le capuchon nucléaire, d'abord graisseux, ensuite vacuolaire, intervient incontestablement dans la genèse de ce cytoplasme supérieur périnucléaire, et représente probablement la toute première ébauche du vitellus plastique définitif.

La genèse du vitellus formateur s'opère sous l'influence du foyer cortical folliculaire et aux dépens du foyer central nucléaire.

TRANSFORMATIONS NUCLÉAIRES A LA PÉRIODE D'ACCROISSEMENT.

A la *première phase de la vitellogenèse*, constituée par le début de l'accroissement « intrafolliculaire », le noyau possède un nucléole et des anneaux chromatiques reliés par des filaments indivis. Par superposition et extension des branches de ces anneaux étirés apparaît un pseudoréticulum, à segments amincis, variqueux, striés transversalement, occupant tout le territoire nucléaire. Plus tard ils se concentrent dans une région plus centrale, laissant libre une zone margi-

nale dont le diamètre augmente à mesure que l'œuf avance en développement.

Le pseudoréticulum strié subit des transformations multiples graduelles, provoquées par plusieurs facteurs qui sont :

a) L'apparition de nucléoles nucléiniens multiples, d'abord petits et peu nombreux, mais augmentant progressivement en nombre et en volume. Ils se forment sur le trajet des segments indivis du pseudoréticulum et aux points d'entrecroisement ou de superposition des branches constituantes des anneaux.

b) La division transversale des cordons chromatiques du pseudoréticulum et surtout des deux branches des anneaux dans le voisinage du nucléole voisin. Il en résulte des segments nucléiniens caractéristiques : nucléoles de forme irrégulière, à rayons multiples entrecroisés en X ou en étoile.

c) La transformation des tronçons chromatiques striés en segments barbelés, exceptionnellement grossièrement granuleux (Hirondelle de ville). Ces segments plumeux subissent une chromatolyse et leur fragmentation donne lieu, au sein du caryoplasme, à des grains nombreux, très chromatiques, parfois orientés en traînées perpendiculaires à la surface du noyau.

Autour de la vésicule germinative apparaît une membrane nucléaire mince, entourée par un espace périnucléaire restreint, renfermant un liquide pâle qui est séparé de l'endoplasme par une membrane cytoplasmique interne.

A la *seconde phase de la vitellogenèse*, la vésicule germinative renferme un appareil nucléinien représenté par des nucléoles isolés, réguliers ou irréguliers, en forme de X ou rattachés à des segments striés, granuleux ou barbelés, en chromatolyse. Vers la fin de cette phase, les nucléoles seuls, séparés ou fusionnés, persistent au milieu d'un suc nucléaire très abondant, parsemé de granulations ou de filaments granuleux.

A la *troisième phase de la vitellogenèse*, l'appareil nucléinien varie de structure chez les oiseaux observés. Chez le Moineau

et l'Hirondelle, il est toujours formé par des nucléoles multiples nucléiniens, séparés ou fusionnés. Chez le Poulet, il subit des transformations relativement complexes : aux dépens des restes des tronçons plumeux désagrégés se reforment des filaments chromatiques fins, contournés en losanges, en anneaux, en huit de chiffre, etc. ; ces formations s'épaississent progressivement et se condensent finalement en boules ou en courts bâtonnets trapus.

Transformations vitellines et nucléaires pendant la période de maturation.

L'épaisseur et la largeur du disque plastique augmentent rapidement pendant cette étape très courte ; le noyau de Pander sous-jacent se transforme graduellement au profit du vitellus formateur superficiel, c'est à dire que le vitellus blanc, propre au premier, acquiert les caractères du second, à granulations vitellines plus petites, plus nombreuses et plus tassées.

Au sein du disque formateur apparaissent une multitude de vacuoles à contenu clair, incolore.

Les transformations nucléaires consistent dans une succession de deux divisions inégales, hétérotypiques, amenant l'expulsion de deux globules polaires.

Le premier corpuscule de rebut se détache de la surface du vitellus à l'intérieur de l'ovaire, le second en dehors de cet organe.

Le premier fuseau de maturation intraovarique est caractérisé par la forme et le volume des éléments chromatiques : les segments nucléiniens sont épais, arrondis, mais généralement tellement tassés, qu'ils paraissent fusionnés en un amas très chromatique occupant l'équateur de la partie achromatique.

Celle-ci est représentée, comme dans le cas du second fuseau, par deux petits cônes de filaments, insérés sur la plaque nucléaire.

La partie chromatique du second fuseau est représentée par des segments courts, incurvés en *v*, de chaque côté de l'équateur.

L'imperfection de notre technique ne nous permet pas de mettre en évidence les centrosomes aux sommets des petits fuseaux de maturation.

Jamais on n'aperçoit des images, à segments chromatiques aussi distincts que ceux figurés par HARPER ; on peut cependant distinguer le premier fuseau du second, grâce aux caractères morphologiques de leur partie chromatique, formée de segments comparables à ceux signalés pour les œufs de mammifères.

Un œuf de Pigeon, au stade d'expulsion du premier globule polaire, nous fournit une image, démontrant pour les oiseaux, un fait observé chez la plupart des vertébrés : il n'existe pas de stade de repos nucléaire après le détachement du premier globule polaire.

Un stade de dyaster de la seconde mitose de maturation, à axe perpendiculaire à la surface du vitellus, prouve que les bâtonnets incurvés en *v*, propres au second fuseau, sont attirés vers chacun des pôles de la figure achromatique en conservant cet aspect au niveau de chaque étoile-fille.

Transformations vitellines et nucléaires pendant la période de fécondation.

Les transformations vitellines de cette période ont pour résultat une augmentation en épaisseur et en largeur du disque plastique, une diminution en diamètre de la couche de vitellus blanc sous-jacent.

Dans le voisinage de ce dernier, le vitellus jaune subit des modifications appréciables, en vue de la nutrition du disque germinatif.

Autour des pronucléus apparaît une zone périnucléaire plus pâle, moins colorable, à granulations vitellines beaucoup plus fines.

Les métamorphoses nucléaires consistent tout d'abord dans la genèse d'un pronucléus mâle aux dépens de la tête du spermatozoïde, pénétré à l'intérieur du vitellus plastique de l'œuf mûr. Le filament caudal est visible dans le voisinage de la tête gonflée, ébauche du noyau mâle.

Au début, le pronucléus ovulaire présente des contours irréguliers ; il devient régulier à mesure qu'il augmente en diamètre. Il en est de même pour le noyau mâle. A un certain moment, l'on trouve ces deux éléments en présence et il n'est plus possible de les distinguer l'un de l'autre.

Transformations vitellines et nucléaires au début de la segmentation.

Au début de la segmentation, les dimensions du disque plastique ne s'accroissent plus guère ; au contraire, on observe une diminution de volume de la cicatricule.

Dans les régions superficielles du disque formateur apparaît un zone périnucléaire, à granulations vitellines plus fines et moins colorables, distincte d'une zone périphérique à grains plus grossiers. Elle existe autour du premier fuseau de segmentation et se retrouve autour des noyaux des premiers blastomères.

Le vitellus blanc du noyau de PANDER ne participe pas au processus de la segmentation ; son épaisseur diminue graduellement et il finit par disparaître au profit du vitellus formateur, qui délimite alors directement la fente sous-jacente.

Cette cavité sous-germinale apparaît à des stades très précoces de la vitellogenèse. Certaines photographies en montrent les premières ébauches vers la fin de la période d'accroissement ; elle apparaît manifestement, sinon durant la maturation, du moins au début de la période de segmentation.

Le premier fuseau de segmentation a un siège relativement profond au sein du vitellus plastique ; son grand axe est

parallèle à la surface de l'ovule. Le nombre de chromosomes, dont sa partie chromatique est constituée, semble varier d'après les espèces observées.

Il existe incontestablement, chez les oiseaux, des phénomènes de polyspermie, engendrant des noyaux accessoires, autour desquels le vitellus subit un processus de clivage superficiel et incomplet (mérocytes de Rückert). Ces noyaux spermatiques ne sont pourtant jamais aussi nombreux que ceux décrits par Harper chez le Pigeon.

BIBLIOGRAPHIE

1. BALBIANI, E. G. — Centrosome et Dotterkern. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXIX, 1893.
2. BENDA, C. — a) Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. 1899. *Verhandl. d. phys. Ges. zu Berlin*, 1898-99 et *Arch. f. Anat. und Physiol. Physiol. Abt.*, 1899.
   b) Die Mitochondria. *Ergebn. d. Anat. und Entwickelungsgeschichte.* Bd. XII, 1902, p 743.
3. BOUIN, P. — Ergastoplasme, Pseudochromosomes et Mitochondries. *Archives de Zoologie expérimentale*, 4e s., t. III, 1905.
4. CARNOY, J.-B. et LEBRUN, H. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. *La Cellule*, t. XII, 1897 ; t. XIV, 1899 ; t. XVII, 1900.
5. CHAMPY, C. — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des Mitochondries dans l'absorption et la sécrétion *Arch. d'Anat. micr.*, t. XII, 1911.
6. COSTE. — Histoire générale et particulière du développement des corps organisés, Paris, 1853.
7. CRAMER, H. — Beiträge für Kenntnis der Bedeutung und Entwickelung des Vogeleies. *Verh. d phys. med. Gesellschaft. Würzburg*, 1868.
8. DE SOMER, E. — Les premiers stades de la vitellogenèse dans l'ovule de la Poule. *Annales de la Soc. de méd., Gand,* 1905, t. LXXXV.
9. D'HOLLANDER, F. — a) Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les oiseaux. *Verh. der anat. Ges. in Halle*, 1902.
   b) Recherches sur l'oogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani, chez les oiseaux. *Annales de la Soc. de méd., Gand*, 1903.
   c) Id., *Arch. d'Anat. micr.*, t. VII, 1904.

10. DUESBERG, J. — a) Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. *Anat. Anzeiger*, Bd XXXV, 1910.
b) Ueber Chondriosomen und ihre Verwendung zur Myofibrillen beim Hühnerembryo. *Verh. der anat. Ges., Giessen*, 1909.
11. ECKER, Alex. — *Icones physiologicae.*
12. EIMER, Th. — a) Untersuchungen über die Eier der Reptilien *Arch. f. micr. Anat.*, Bd 8, 1872.
b) Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Zugleich Beobachtungen am Fisch und Vogelei. *Arch. f. micr. An.*, Bd. 8, 1872.
13. FAURÉ-FRÉMIET, MAYER et SCHAEFFER. — Sur la microchimie des corps gras, application à l'étude des mitochondries. *Arch. d'Anat. Micr.*, t. XII, 1910.
14. FOOT KATHARINA. — Yolk-Nucleus and polar-rings *Journ. of Morph.*, vol. XII, fsc. 1, 1896.
15. GEGENBAUR, C. — Ueber den Bau und Entwickelung der Wirbelthiereier mit partiellerDo ttertheilung. *Müllers' Archiv*, 1861.
16. GIARDINA, A. — Sull' esistenza di una speciale zona plasmatica perinucleare nell' oocite e su altre questioni che vi si connettono. Palerme, 1904.
17. GRÉGOIRE, A. — a) La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. *La Cellule*, t. XXI.
b) Les cinèses de maturation dans les deux règnes. *La Cellule*, t. XXVI.
18. HARPER, J. H. — Fertilization and early development of Pigeon's Egg. *The Americ. Journ. of Anat.*, vol. III, 1904.
19. HOYER. — *Müller's Archiv.*, p. 52, 1858.
20. HENNEGUY. — Essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryogénique. *Bull. Soc. Phil.*, 8e série, t. IV.
b) Leçons sur la cellule. *Morphologie et Reproduction* 1896.
21. HERTWIG. — *Traité d'Embryologie*, 1906.

22. HOLL. — Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch.* ; Bd. XCIX, Abt. III, 1890.
23. KÖLLIKER. — a) *Mikroscop. Anatomie.* Bd II, Abt II, § 433, 1854. *b*) Enwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, 1861, p 24.
24. KOPSCH. — Sitzungber. d. K. Preuz. Akad. d. Wiss., phys.-math. Kl. Band. 40, 1902
25. LAMS, H. — a) Etude de la genèse du vitellus dans l'ovule des Téléostéens. *Arch. d'Anat. micr.*, t VI, 1904.
b) Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule des amphibiens. *Arch. d'Anat. micr.*, t. IX, 1907.
c) Recherches sur l'œuf d'Arion Empiricorum (Fér.). *Mém. in-4° publiés par l'Acad. R. de Belgique, classe des Sciences*, t. II, 1910.
26. LAMS et DOORME. — Nouvelles recherches sur la maturation et la fécondation de l'œuf des Mammifères *Arch. de Biol.*, XXIII, 1907.
27. LÉCAILLON. — La parthénogenèse chez les oiseaux. Segmentation et dégénérescence de l'œuf non fécondé. *Arch. d'Anat. micr.*, t. XII, 1910.
28. LEGGE, Fr. — Contribuzione alla conoscenza dell' uovo ovarico nell' Gallus dom. *Boll. acc. med. Roma*, vol. XII. 1887.
29. LEUCKAERT. — *Wagner's Handwörterbuch der Phys.*; *Zeugung.*
30. LOYEZ, Marie. — *a*) Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'épithélium folliculaire des oiseaux. *C. R. ass. anat. Liège,* 1903.
b) L'épithélium folliculaire et la vésicule germinative de l'œuf des oiseaux. *C. R. acad. de Paris*, t. CXXXVI, 1903.
c) Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus abondant. *Arch. d'Anat. micr.*, t. VIII, 1905-1906.
31. MECKEL. — *Zeitschrift für wissensch. Zoologie*, Band III, p. 420.
32. MERTENS, H. — Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. *Archives de Biologie*, t. XIII, 1893.

33. MEVES. — a) Ueber der von La Valette St-Georges entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVI, p. 553, 1900.
b) Ueber Mitochondrien, bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anzeiger*, Bd XXXI, p. 339.
c) Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXII, 1908 et Bd. LXXV, 1910.
34. MEVES et DUESBERG. — Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. LXXI, 1908.
35. MÜLLER. — Ueber die Befruchtungs-Erscheinungen in Eie der Neunaugen.
36. PANDER. — Historia metamorphoseos ovium incubatum prioribus quinque diebus, etc. Vircebergi, 1817.
37. PRENANT. — a) Sur le protoplasme supérieur. Archoplasme, Kinoplasme, Ergastoplasme. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, t. XXXV, 1899.
b) Les Mitochondries et l'Ergastoplasme, idem, 1910.
38. PRENANT, BOUIN, MAILLARD. — *Traité d'Histologie*, 1910.
39. POPOFF. — Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen. *Anat. Anz.*, XXIV, 1906.
40. PÜRKINJE. — Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Leipzig, 1825.
41. REGAUD. — a) Sur les mitochondries de l'épithélium séminal. *C. R. de la Société de Biologie*, t. LXV, 1909.
b) Sur la structure du protoplasme. (Ergastoplasme, Mitochondries, etc.) *Ass. des Anat. Nancy*, 1909.
42. SCHOCKAERT, Alice. — Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés. (*Arch. de Biologie*, t. XXIV, 1909),
43. SCHOENFELD. — La spermatogenèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. *Arch. de Biologie*, t. XVIII, 1901, p. 1.
44. SCHWANN. — Mikroskopische Untersuchungen, etc. Berlin, 1839.
45. SJÖVALL. — Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato-und Ovogenese zu homologisieren. *Anat. Anzeiger*, XXVII, Band, 1906.

46. Sonnenbrodt. — Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1908.

47. Thompson Allen. — *Todd's Encycl. of Anatomy,* vol. V, 1855.

48. Von Baer. — Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Königsberg, t. I, 1828 ; t. II, 1837.

49. Van Bambeke, Ch. — a) Recherches sur l'oocyte de Pholcus Phalangioides. *Arch. de Biologie*, t. XV, 1897.

b) Contributions à l'histoire de la constitution de l'Œuf. *Arch. de Biologie,* t. XV, 1897.

50. Van Beneden, Ed. — Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. *Mém. couronnés et Mém. des Savants étrangers, publiés par l'Acad. R. des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, t. XXXIV, 1867-1870.

b) Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuillets. *Arch. de Biologie,* t. I, p. 137, 1880.

51. Von Brunn. — Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockeier bei Vögeln. *Beiträge z. An. et embryol. Festgabe für J. Henle.* Bonn, 1882.

52. Van der Stricht, O. — a) Les pseudochromosomes de l'oocyte de Chauve-souris. *C.R. Assoc. Anat. Montpellier,* 1902.

b) La structure de l'œuf des mammifères, 1[re] partie. *Arch. de Biologie*, t. XXI, 1904.

c) La structure de l'œuf des mammifères, 2[e] partie. *Bulletin de l'Acad. R. de méd. de Belgique*, 1905.

d) La vitellogenèse et la deutoplasmolyse de l'œuf de Chauve-souris. *C.R. de l'Assoc. des Anat.*, Lille, 1907.

e) La structure de l'œuf des mammifères, 3[e] partie. *Mém. publiés par la classe des Sciences de l'Acad. R. de Belgique*, deuxième série, collection in-4°, t. II, 1909.

53. Van der Stricht, R. — Vitellogenèse dans l'ovule de Chatte. *Arch. de Biologie*, t. XXVI, 1911.

54. Van Durme, M. — Les mitochondries et la méthode de Sjövall dans l'oogenèse des oiseaux. *Ann. de la Soc. de Méd. de Gand*, vol. 87, 1907.

55. Von Winiwarter, H. — Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. *Archives de Biologie*, t. XVII, 1900.

56. Waldeyer. — Eierstock und Ei. Leipzig, 1870.

EXPLICATION DES PLANCHES

Nous avons dessiné les figures de la planche IV à un grossissement identique (soit environ 555 diamètres.)

Elles ont été esquissées à l'aide de l'oculaire à dessiner de Leitz, à la hauteur de la platine du microscope.

De rares figures représentent des combinaisons de deux coupes, c'est-à-dire qu'un noyau, un globule polaire, etc., existant sur une coupe suivante, sont représentés sur la figure en question en tenant compte de leur emplacement et de leurs rapports.

Les photographies des planches V, VI, VII, ont été exécutées à l'aide d'un appareil de projection, muni d'un grand statif de Zeiss, à des tirages déterminés correspondant aux grossissements indiqués pour chaque figure.

Nous avons utilisé pour ces reproductions l'objectif apochromatique de Zeiss, 3 m/m immers. hom., les objectifs de Leitz, $^{1}/_{12}$ immers. hom., n° 4 et n° 2, l'oculaire à projection de Zeiss à des ouvertures différentes.

ABRÉVIATIONS

be = boule étrangère à la coupe.
ccc = couche corticale compacte.
cgc = couche granulo-graisseuse corticale ou périphérique.
cgi = couche granulo-graisseuse interne ou endoplasmique.
cgn = capuchon granulo-graisseux nucléaire.
cnv = capuchon nucléaire vacuolaire.
cv = corps vitellin.
ep = espace périovulaire, périvitellin.
ét = étoile-fille.
f' = premier fuseau de maturation.
f'' = second fuseau de maturation.
g = granulation graisseuse.
gp' = premier globule polaire.

gp'' = second globule polaire.
gv = granulation vitelline.
la = latebra de Pürkinje.
m = mitochondries.
mv = membrane vitelline.
n = nucléole.
nb = noyau de blastomère.
nP = noyau de Pander.
prf = pronucléus femelle.
sp = spermatozoïde.
sa = sphère attractive.
sc = segments chromatiques ou appareil nucléinien.
v = couche vitellogène.
va = vacuoles deutoplasmiques à contenu liquide.
vap = vacuoles du vitellus plastique.
vb = vitellus blanc.
vg = vésicule germinative.
vj = vitellus jaune.
vp = vitellus plastique.
vpn = vitellus périnucléaire.
zen = zone endoplasmique du vitellus.
zex = zone exoplasmique du vitellus.
zgi = zone graisseuse endoplasmique ou interne.
zmc = zone mitochondriale corticale.
zmu = zone mitochondriale uniforme.
zr = zona radiata.
zvc = zone vacuolaire corticale.
zvi = zone vacuolaire interne.
zvp = zone vitelline périphérique.

PLANCHE IV.

FIG. 1. — Segment d'ovule, entouré de cellules folliculaires, provenant d'un ovaire d'Epervier capturé en automne. Méthode de Benda, au violet cristal.

FIG. 2. — Cellules folliculaires et segment d'un ovule de Moineau adulte, capturé en automne. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par l'hématoxyline de Heidenhain.

Fig. 3. — Jeunes oocytes d'une Hirondelle de cinq mois. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine et le vert lumière.

Fig. 4 à 7. — Appareils nucléiniens d'œufs de Poule, arrivés à la fin du stade d'accroissement. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 8. — Même image que celle de la phot. 71., pl. VII. Oeuf de Pigeon.

Fig. 9. — Même image que celle de la phot. 72., pl. VII. Oeuf de Pigeon.

Fig. 10. — Segment d'un œuf ovarique de Pigeon, dont la rupture folliculaire est imminente, montrant l'expulsion du premier globule polaire, *gp'*. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 11. — Même image que celle de la photographie 76, pl. VII. Oeuf de Pigeon.

Fig. 12. — Même image que celle de la phot. 74 et 75, pl. VII. Oeuf d'Hirondelle.

Fig. 13. — Même image que celle de la phot. 73, pl. VII. Oeuf d'Hirondelle.

Fig. 14. — Même image que celle de la phot. 77, pl. VII. Oeuf d'Hirondelle.

Fig. 15. — Segment d'un ovule de Moineau, récolté au tiers supérieur de l'oviducte. Le dessin résulte de la combinaison de deux coupes successives. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 16. — Même image que celle des phot. 78 et 79, pl. VII. Oeuf d'Hirondelle à deux blastomères.

Fig. 17. — Coupe de la cicatricule d'un œuf de Moineau à quatre grands blastomères, représentée à plat sur la fig. 21.

Fig. 18. – Ovule de Poule (variété Orpington) recueilli dans le tiers moyen de l'oviducte. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

Fig. 19. — Vue à plat de la cicatricule d'un œuf d'Hirondelle, segmenté en quatre blastomères.

Fig. 20. — Vue à plat de la cicatricule d'un œuf d'Hirondelle, segmenté en huit blastomères, dont une coupe est représentée sur la phot. 80, pl. VII.

FIG. 21. — Vue à plat de la cicatricule d'un œuf de Moineau à quatre grands blastomères, dont une coupe est représentée sur la fig. 17.

FIG. 22 et 23. — Vues à plat de la cicatricule d'œufs de Pigeon, récoltés au tiers inférieur de l'oviducte.

PLANCHE V.

PHOT. 24. — Segment d'un ovule de Pigeon adulte. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Grossissement : 900 diamètres.

PHOT. 25. — Ovule de Poulet, âgé de cinq mois. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 900 diamètres.

PHOT. 26 et 27. — Id.

PHOT. 28. — Id., la préparation a été traitée par l'essence de térébenthine ; la graisse est donc dissoute.

PHOT. 29, 30, 31. — Petits oocytes de Verdier, sacrifiés en automne. Coloration par l'hématoxyline ferrique après fixation par le liquide de Flemming ; 700 diamètres.

PHOT. 32. — Noyau d'un ovule d'Hirondelle (Chelidon urbica) recueilli en été. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 700 diamètres.

PHOT. 33. — Agrandissement à 700 diamètres des segments chromatiques de l'ovule, représenté par la photographie 65, pl. VII.

PHOT. 34. — Appareil nucléinien d'un ovule de Moineau adulte, récolté aux approches de la maturation. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 700 diamètres.

PHOT. 35. — Appareil nucléinien d'un ovule d'Hirondelle adulte, dont la maturation est imminente. Id.

PHOT. 36. — Segment d'un ovule d'Hirondelle, capturée en été. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par l'hématoxyline ferrique. La photographie montre un amas de chondriokontes tassés dans le protoplasme ovulaire. Grossissement : 700 diamètres.

PHOT. 37. — Ovule d'Hirondelle, capturée en été. Fixation, coloration, grossissement : Id. La préparation a été traitée par l'essence de térébenthine.

PHOT. 38. — Ovule de Poulet âgé de cinq mois. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 900 diamètres.

PHOT. 39, 40, 41. — Id. 350 diamètres.

PLANCHE VI.

PHOT. 42. — Ovule de Pigeon adulte. Fixation par le liquide de Benda. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 350 diamètres.

PHOT. 43, 44. — Ovules de Moineaux adultes, récoltés en été. Fixation, coloration, grossissement : Id.

PHOT. 45. — Segment d'un ovule d'Hirondelle adulte, sacrifiée en été. Fixation, coloration, grossissement : Id.

PHOT. 46. — Ovule d'Hirondelle adulte, sacrifiée au printemps. Fixation, coloration : Id., grossissement : 77 diam.

PHOT. 47. — Ovule de Pigeon adulte. Fixation, coloration, grossissement : Id.

PHOT. 48 et 49. — Noyaux d'ovules de Pigeon adulte. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 900 diamètres.

PHOT. 50, 51, 52. — Segments d'ovules de Pigeon adulte. Fixation par le liquide de Benda. Coloration par l'hématoxyline après séjour dans l'essence de térébenthine ; 350 diamètres.

PHOT. 53. — Segment d'ovule de Moineau adulte recueilli au printemps. Fixation par le liquide de Benda. Coloration par l'hématoxyline ; 350 diamètres.

PHOT. 54, 55. — Segments d'ovules d'Hirondelle, recueillis en été ; gross. 350 diam.

PHOT. 56, 57, 58. — Segments d'ovules d'Hirondelle sacrifiée aux approches de la ponte. Fixation par le liquide de Benda. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 350 diamètres.

PHOT. 59. — Ovule de Moineau récolté aux approches de la ponte. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 60 diamètres.

PHOT. 60. — Ovule d'Hirondelle récolté aux approches de la ponte. Fixation, coloration : Id., 80 diamètres.

PHOT. 61. — Id., phot. 59.

PLANCHE VII.

PHOT. 62. — Segments chromatiques de l'image suivante : 900 diamètres.

PHOT. 63. — Cicatricule d'un œuf ovarique de Poule (variété naine) aux approches de la maturation. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 160 diamètres.

PHOT. 64. — Ovule de Moineau récolté aux approches de la ponte. Fixation par le liquide de Bouin, coloration par l'hématoxyline ferrique : Id., 60 diamètres.

PHOT. 65. — Ovule d'Hirondelle sacrifiée pendant la période de ponte. Fixation et coloration : Id. Grossissement : 160 diamètres.

PHOT. 66. — Segment d'un œuf ovarique d'Hirondelle pendant la période de ponte. Fixation et coloration : Id., 80 diamètres.

PHOT. 67 et 68. — Segments d'œufs ovariques de Poule (race naine). Fixation, coloration, grossissement : Id.

PHOT. 69. — Segment d'un œuf ovarique de Pigeon, dont la rupture folliculaire est imminente. Fixation et coloration : Id. 160 diamètres.

PHOT. 70. — Id.

PHOT. 71. — Fuseau de maturation (*f'*) de la photographie précédente grossi à 900 diamètres.

PHOT. 72. — Autre premier fuseau de maturation (*f'*) provenant d'un œuf ovarique de Pigeon. Fixation, coloration, grossissement : Id.

PHOT. 73. — Cicatricule d'un œuf d'Hirondelle, recueilli au moment de la rupture du follicule ovarique. Le second fuseau (*f''*) qu'il renferme est représenté sur la figure 13, pl. IV. Fixation et coloration : Id., 80 diamètres.

PHOT. 74. — Dyaster (*dy''*) du second fuseau de maturation appartenant à la photographie 75 : 900 diamètres.

PHOT. 75. — Cicatricule d'un œuf d'Hirondelle, recueilli au moment de la rupture du follicule ovarique. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. 80 diamètres.

PHOT. 76. — Cicatricule d'un œuf de Pigeon, recueilli dans le tiers supérieur de l'oviducte. Fixation et coloration : Id. 160 diamètres Voir, pour les détails, la fig. 11, pl. IV.

PHOT. 77. — Fragment de la cicatricule d'un œuf d'Hirondelle, récolté dans le tiers supérieur de l'oviducte. Fixation et coloration : Id. Grossissement : 900 diamètres. Le globule polaire (*gp'*) et les étoiles-filles (*ét*) qu'il représente sont dessinés d'après nature sur la figure 14, pl. IV.

PHOT. 78. — Cicatricule d'un œuf de Moineau, segmenté en 4 grands blastomères, recueilli dans le tiers moyen de l'oviducte ; une couche mince d'albumine le recouvrait. Fixation, coloration : Id., 80 diamètres.

PHOT. 79. — Fragment de l'image précédente, à un grossissement de 500 diamètres. Comparer avec la figure 16, pl. IV.

PHOT. 80. — Coupe d'un œuf d'Hirondelle recueilli au tiers inférieur de l'oviducte et segmenté en huit blastomères. Il est représenté à plat sur la figure 20, pl. IV. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique ; 150 diamètres.

PHOT. 81. — Coupe d'un œuf d'Hirondelle recueilli au tiers inférieur de l'oviducte et segmenté en blastomères multiples. Fixation, coloration, grossissement : Id.

PLANCHE VIII.

FIG. A, B, C. — Figures schématiques, destinées à montrer la succession des différentes zones du vitellus pendant la période d'accroissement. Fixation et coloration par la méthode de Benda au violet cristal.

a) Première étape de la seconde phase de la vitellogenèse : couche mitochondriale corticale, couche granulo-graisseuse corticale, zone vacuolaire corticale, zone exoplasmique, zone endoplasmique, zone vacuolaire interne, couche granulo-graisseuse interne, capuchon vacuolaire nucléaire, etc.

b) Seconde étape de la seconde phase de la vitellogenèse : zone mitochondriale corticale, couche granulo-

graisseuse corticale, couche vitelline compacte, zones vitellines exoplasmique et endoplasmique.

c) Fin de la seconde phase de la vitellogenèse : zone mitochondriale corticale, zone vitelline périphérique, zone exoplasmique et zone endoplasmique.

ADDENDUM

Depuis le dépôt de ce mémoire, ont paru différents travaux très intéressants au point de vue de la question que nous avons traitée.

Nous citerons surtout les études concernant le rôle des mitochondries dans la genèse d'éléments différenciés du protoplasme cellulaire.

Nous avons également eu connaissance d'une publication de Bartelmez : The Bilaterality of the Pigeon's Egg. (Journal of Morphology, vol. 23, 1912).

L'auteur étudie l'œuf de l'oiseau au point de vue d'une symétrie bilatérale, c'est-à-dire d'une symétrie existant dans l'oocyte intra-ovarique, dans l'oocyte mur et segmenté. Au cours de son travail, il parle de la structure, de la morphologie du protoplasme ovulaire : il voit les mitochondries qu'il colore par le vert Janus et, dans les œufs développés, il décrit les globules vitellins propres aux différentes sortes de vitellus.

TABLE DES MATIÈRES

201

Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les oiseaux. [1]

PAR

JEAN FIRKET.

(*Laboratoire de l'Institut d'Anatomie de l'Université de Liége*).

(Planches IX, X, XI, XII et XIII).

TABLE DES MATIÈRES.

(1) Mémoire couronné par la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique au Concours de l'année 1913.

Certaines modifications ont été apportées dans la rédaction du texte primitif ; le chapitre VI a été fortement amplifié.

INTRODUCTION.

Le point de départ de ces recherches a été mon désir d'apporter une contribution à la solution du problème, si controversé aujourd'hui, de l'origine des cellules sexuelles chez les Vertébrés.

On sait qu'il y a quelques années, tous les embryologistes admettaient que les cellules sexuelles ou *gonocytes* se différencient aux dépens d'une portion spéciale de l'épithélium cœlomique, désignée par WALDEYER sous le nom d'*épithélium germinatif*. Au cours de ces dix dernières années, cette opinion est devenue moins générale. De volumineuses cellules, d'aspect très spécial, signalées à des stades précoces de l'ontogenèse, avant toute formation d'ébauche génitale, ont été considérées comme des gonocytes. Comme ces cellules apparaissent à un stade où tous les éléments provenant de la division de l'œuf sont équivalents et ne sont pas encore différenciés, les observations qui les concernent ont remis en honneur les idées théoriques, déjà anciennes, de WEISMANN sur la continuité du plasma germinatif, et sur la distinction entre cellules sexuelles et cellules somatiques. C'est ainsi que récemment, RUBASCHKIN sembla démontrer, chez le cobaye, l'existence d'une lignée germinative analogue à celle que BOVERI a décrite chez l'Ascaris.

Au début de cette étude de l'origine des gonocytes, j'ai pensé, il y a près de trois ans déjà, que la solution du problème était liée à la connaissance approfondie du développement des organes génitaux.

Or, la littérature ne manque pas de travaux s'occupant de près ou de loin de l'organogenèse des glandes génitales chez les Vertébrés : peu d'entre-eux, cependant, constituent de véritables études systématiques.

Il est résulté de ce grand nombre de travaux incomplets une confusion regrettable entre les différentes descriptions,

confusion qui a atteint son maximum dans la classe la plus étudiée, celle des Mammifères.

Hâtons-nous d'ajouter que, pour ce qui est de ces derniers, le tableau s'est éclairci grâce aux recherches récentes de von Winiwarter et Sainmont qui ont complété, dans une large mesure, les belles études de von Mihalkovics et de Janosik.

Il semble, cependant, que ces travaux ne sont pas connus partout, car certains traités d'embryologie, publiés récemment, reproduisent les confusions signalées plus haut.

Mais, à part le groupe des Amphibiens bien étudié dernièrement, quoique à un point de vue spécial, par Kuschakevitsch, le développement des glandes génitales, dans les autres classes de Vertébrés, n'est pas suffisamment connu. Il suffit pour s'en convaincre de lire, dans le grand traité d'embryologie d'Oscar Hertwig, l'article consacré par Felix à l'organogenèse des organes génitaux. Dans cet article, le savant professeur de Zurich montre qu'il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'établir un plan général du développement de ces organes, même en se bornant aux Amniotes. Certains groupes n'ont plus, depuis longtemps, fait l'objet d'une étude soignée à cet égard; d'autres, tel celui des oiseaux, n'ont jamais été étudiés systématiquement de façon complète.

Me rendant compte de cette situation, j'ai pensé qu'il y avait là une lacune à combler ; j'ai entrepris chez un oiseau ces recherches en me donnant le double but suivant : faire l'organogenèse de la glande génitale et chercher à résoudre le problème de l'origine des cellules sexuelles.

L'intérêt de mon travail devint, pour moi, toujours grandissant, lorsque je tentai de comparer mes observations avec celles faites dans d'autres groupes, spécialement les Mammifères.

Les observations que je relate actuellement, concernent la glande génitale du poulet pendant la période d'indifférence sexuelle et pendant le développement de l'ovaire.

Elles ne sont donc que le début de notre étude sur l'organogenèse des glandes génitales des Oiseaux.

Celle-ci, pour être complète, comportera aussi la description des annexes de l'ovaire, notamment du rete ovarii et des reliquats du corps de WOLLF, ainsi qu'une description spéciale de l'ovaire droit.

Le testicule du poulet, dont le développement moins compliqué est mieux connu, nous occupera aussi, spécialement la question de l'origine des gonocytes et celle de l'évolution du tissu interstitiel.

Si nous nous sommes décidé à publier les résultats de nos premières recherches, c'est que nous pensons que, tels quels, ils constituent un ensemble dont la connaissance peut avoir son utilité.

Puissions-nous ne pas nous être trompé !

Avant de commencer notre exposé, donnons un aperçu de l'ordre que nous suivrons.

Après quelques renseignements concernant le matériel et les différentes techniques employées, nous abordons l'étude de l'ébauche génitale pendant la période sexuelle indifférente.

Au cours de cette période, trois points vont attirer spécialement notre attention :

1°) Le développement des connexions urogénitales.

2°) La formation des cordons sexuels ou cordons de première prolifération.

3°) Les caractères distinctifs du sexe à la fin de la période qui nous occupe.

Arrivés à ce point, nous poursuivons, dans un nouveau chapitre, l'étude du développement de l'ébauche ovarique.

Celle-ci nous intéresse d'abord par ses caractères macroscopiques, puis par sa structure. Dès le 11° jour de l'incubation, nous scindons la description microscopique de l'ovaire et nous décrivons séparément la zone médullaire (avec toutes les formations qui s'y rattachent, notamment le tissu interstitiel) et la zone corticale.

Enfin, comme nous serons alors orientés sur la texture de la glande génitale aux différents âges, nous pourrons aborder, dans un chapitre spécial, l'étude des cellules dites « sexuelles primordiales ». Cette étude nous amènera naturellement à nous occuper de la question de l'origine des cellules sexuelles.

Peut-être reprochera-t-on à l'ordre adopté d'exposer à des redites : nous croyons cependant que ces redites sont inévitables, nous les avons réduites autant qu'il nous a été possible, mais nous avons préféré, pour être plus clairs, scinder notre étude au risque peut-être de l'allonger.

Enfin, dans un résumé de toutes nos observations, nous donnerons une vue d'ensemble de l'organogenèse de l'ovaire chez le poulet ; nous tenterons d'établir un aperçu général du développement de cet organe chez les vertébrés supérieurs, en comparant nos résultats à ceux de certains embryologistes qui récemment ont fait la même étude dans d'autres groupes.

CHAPITRE II.

Matériel et Technique.

Pour arriver à des observations fructueuses, étant donné le but proposé, je devais recueillir un matériel abondant d'ovaires d'oiseaux, depuis les premiers stades de l'apparition de l'ébauche génitale, jusqu'à sa constitution complète.

Dans ce but, je me suis adressé à une seule espèce : cette façon de procéder me permettait de recueillir tous les stades du développement du même animal sans risquer d'avoir des lacunes dans mon matériel, comme il arrive trop souvent lorsque des recherches embryologiques sont entreprises concurramment chez plusieurs espèces animales dont l'organogenèse n'est jamais complètement parallèle.

Mon choix s'est arrêté sur le *Gallus domesticus* pour cette double raison :

1°) La grande facilité avec laquelle je pouvais me procurer des embryons et des jeunes poussins.

2°) En ce qui concerne l'organogenèse des glandes génitales, comme d'ailleurs en beaucoup d'autres points, le poulet est l'oiseau le plus étudié. Je pouvais ainsi refaire les observations de mes prédécesseurs (notamment SEMON et HOFFMANN) dont les résultats semblaient si inattendus.

Ce serait une erreur de croire cependant que le poulet constitue nécessairement un matériel de choix. C'est ainsi que, dans les premiers stades du développement du rete par exemple, les images ne sont pas toujours nettes, non seulement à cause de la petitesse des cellules, mais aussi à cause des difficultés que l'observateur rencontre lorsqu'il doit distinguer le tissu épithélial du tissu mésenchymatique. Cet inconvénient m'a obligé de prendre un nombre considérable d'embryons à ce stade et de traiter ceux-ci par les mé-

thodes les plus diverses dont quelques-unes m'ont enfin donné des images très nettes. J'ai pu comparer ces images à celles que donnaient des coupes d'embryons de pigeon au même état de développement et me persuader ainsi de l'exactitude de mes observations.

Au contraire, à la fin de la période d'incubation, et dans les premiers jours qui suivent l'éclosion, les coupes d'ovaires étaient réellement claires et m'ont permis d'étudier soigneusement l'évolution des cordons médullaires, étude qui jusqu'ici n'avait été faite, de façon complète, que chez le chat (VON WINIWARTER et SAINMONT).

La glande génitale du poulet est le siège de modifications qui se succèdent rapidement surtout dans les premiers jours ; il importait donc d'avoir un matériel abondant à ce moment.

Les plus jeunes stades dont j'ai pu disposer étaient âgés à peu près de 4 jours ; les moins développés correspondaient à l'exemplaire décrit dans l'Atlas d'Embryologie de Mathias DUVAL comme embryon de la 82e heure.

Trente embryons ont été débités en coupes transversales pendant la période d'indifférence sexuelle, c'est à dire depuis la 82e heure jusqu'au 8e jour de l'incubation.

Dans la suite de la période embryonnaire, les stades recueillis n'étaient jamais distants les uns des autres de plus de 12 heures. Enfin, pour les premiers jours qui suivent l'éclosion, notre collection se compose d'une série régulière d'ovaires jusqu'au 14e jour.

A ce stade, l'ovaire est entièrement constitué, comme nous avons pu nous en assurer par l'examen de spécimens plus développés, notamment des ovaires de poussins âgés de 16, 17, 22, 24, 36 jours et des ovaires de poules du 2e, 3e et 6e mois.

L'ensemble de nos observations porte sur un matériel riche de près de 70 exemplaires (1).

---

(1) Il n'est pas tenu compte ici de notre collection d'embryons et de poussins mâles, dont l'étude n'est pas encore achevée.

Un mot maintenant des différentes techniques employées.

Les premiers spécimens recueillis ont été traités par les méthodes embryologiques ordinaires : comme fixateurs, les liquides de Bouin, Zenker, le sublimé acétique ; comme colorants, le plus souvent, l'hématoxyline ferrique de Heidenhain ou bien encore l'hématoxyline acide de Böhmer, la safranine avec différenciation à l'acide picrique ou la coloration de Mallory.

Ces méthodes m'ont souvent donné de fort belles images, mais elles ne convenaient ni pour les premiers stades, ni pour une étude cytologique.

Dans ces deux cas, les préparations les plus favorables que j'ai obtenues avaient été fixées par les liqueurs osmiques : liqueur de Flemming et liqueur de Hermann.

Pour obtenir des pièces bien fixées par ces moyens, il faut veiller à ce que le fixateur pénètre bien de toutes parts et qu'il le fasse sur des tissus aussi frais que possible. Dans ce but, je me suis toujours attaché à énucléer l'ébauche ovarique dès le 8e jour de l'incubation et à la plonger, isolément ou ayant conservé ses connexions avec le corps de Wolff, dans le liquide fixateur.

Ainsi fixées, les coupes épaisses de 5 μ, généralement faites transversalement au grand axe de l'ovaire, étaient colorées à la triple coloration de Flemming suivant les indications publiées par von Winiwarter et Sainmont. Bien réussies, les préparations fournissent des images d'une netteté exceptionnelle et elles m'ont rendu les plus grands services. Cependant, dût-on me taxer de maladresse, je suis arrivé souvent à des échecs par cette méthode ; ceux-ci s'expliquent, pensons-nous, soit par une mauvaise fixation, soit par l'emploi d'une safranine peu favorable.

Celle qui nous a donné les meilleurs résultats est la safranine 0 de Grubler, mais nous ne pensons pas que ce soit la plus conseillable (cf von Winiwarter et Sainmont, p. 17).

La liqueur de Hermann, à base de chlorure de platine et d'acide osmique, ne nous a pas toujours été favorable surtout

pour les tissus d'individus âgés : il se produisait souvent un précipité noir opaque dans l'intérieur de l'objet, précipité qui non seulement voilait les détails histologiques, mais de plus, rendait très difficile la confection des coupes sériées au microtome.

Nous sommes parvenus à obvier au premier inconvénient en traitant, pendant 5 minutes, les coupes sur porte-objet (après dissolution de la paraffine) par une solution d'eau oxygénée.

Les coupes redeviennent claires, mais les images colorées, dans la suite, n'atteignent jamais la perfection obtenue lorsque le précipité ne se forme pas.

Enfin, nous avons utilisé quelques-uns de nos embryons pour y mettre en évidence les chondriosomes. A cet effet, nous avons employé comme fixateurs les liquides de Meves (liqueur de Flemming avec peu d'acide acétique), le liquide de Regaud et le liquide d'Altmann ; comme colorants, la fuchsine acide, l'hématoxyline ferrique, mais surtout le Krystallviolet. Ces méthodes sont électives pour les chondriosomes mais, contrairement à ce que nous pensions, elles ne nous ont pas été utiles comme telles ; elles sont très peu favorables à une étude embryologique.

CHAPITRE III.

L'Ebauche génitale indifférente.

Introduction. — Historique.

Au début de son apparition, la glande génitale se présente, chez tous les embryons de Vertébrés, sous forme d'un épaississement ou bourrelet longitudinalement allongé. Ce bourrelet occupe la zone interne d'une éminence appendue à la paroi postérieure du tronc et saillant de chaque côté de la racine du mésentère dans la cavité du corps : c'est l'*éminence uro-génitale*; elle est constituée, en grande partie, par les canalicules urinaires du rein primordial, encore appelé *mésonephros* ou *corps de Wolff.*

Le bourrelet génital est formé par un épaississement d'une partie de l'épithélium coe omique, à laquelle Waldeyer a donné le nom d'*épithelium germinatif* et que Kolliker avait appelée strie germinative; cet épithélium est nettement limité du tissu mésenchymatique sous-jacent.

Plus tard, chez tous les embryons de Vertébrés, apparaissent entre l'épithélium germinatif et les canalicules urinaires du corps de Wolff, des amas cellulaires qui présentent l'aspect de cordons pleins et anastomosés. On a beaucoup discuté sur l'origine de ces cordons cellulaires : les uns les faisaient dériver du corps de Wolff, d'autres admettaient qu'ils se formaient in situ par transformation des cellules du tissu mésenchymatique ; d'autres enfin les considéraient comme des éléments dépendant de l'épithélium germinatif.

Ce n'est guère que chez les Vertébrés supérieurs, spécialement les Mammifères, qu'on est aujourd'hui fixé sur leur valeur et leur origine ; ils proviennent, en grande partie du moins, de l'épithélium germinatif et sont appelés « *cordons sexuels* » ; cette dénomination ne présage en rien leur

sort futur qui est, comme nous le verrons, différent suivant le sexe.

Lorsqu'on parcourt, dans les traités généraux d'embryologie comparée, les articles concernant le développement des organes génitaux, on est surpris de voir combien sont incomplètes nos connaissances sur ce sujet dans le groupe des oiseaux. Les descriptions données ne cadrent nullement avec ce que nous connaissons de ces organes chez les autres amniotes.

Aussi, avant d'exposer nos observations qui ont porté sur un oiseau, le poulet, croyons-nous utile de rappeler les différents travaux entrepris dans ce groupe par nos devanciers. Nous pensons qu'il est inutile de nous occuper en ce moment des travaux faits chez les reptiles et les mammifères, car un tel historique ferait double emploi avec ceux, excellents et assez récents, d'Allen, de Sainmont et de Sainmont et von Winiwarter.

Bornhaupt (1867), le premier, entreprit de façon suivie l'étude du développement de l'ébauche génitale chez le poulet; il décrivit l'épaississement de l'épithélium coelomique et admit que les tubes séminifères du testicule en dérivaient.

Dans un célèbre ouvrage, intitulé Ei und Eierstock, Waldeyer (1870) fit une étude comparative du développement de l'ovaire dans les différents groupes d'Amniotes ; il s'occupe à certains moments aussi du développement du testicule. C'est surtout grâce à l'étude du poulet qu'il établit la notion de la spécificité de l'épithélium germinatif admise dans la suite par la majorité des auteurs. Dans cet épithélium, il signala, après Bornhaupt d'ailleurs, l'existence de grandes cellules vésiculeuses qu'il appela *Ureier*, parce qu'il les considérait comme les souches des ovules futurs. En outre, se basant sur les caractères et l'évolution de l'épithélium germinatif il crut pouvoir distinguer des différences sexuelles dès les premiers stades : l'épithélium germinatif ne participait en rien à la constitution du testicule, les tubes séminifères étant dérivés des canalicules wolffiens et les « Ureier » dis-

paraissant ; au contraire, dans l'ovaire, l'épithélium germinatif était l'objet d'une prolifération intense et entrait, pour la plus grande part, dans son édification.

SCHMIEGELOW, étudiant spécialement le développement du testicule, admet que les tubes séminifères sont constitués de cellules épithéliales qui ne sont que le résultat de la transformation, sur place, du stroma embryonnaire de la glande génitale. PRENANT défend plus tard une opinion analogue, en admettant la formation de « cordons épithéloïdes ou épithéliaux » par « autodifférenciation » in loco des cellules du stroma.

Néanmoins à cette époque, la plupart des embryologistes, sauf EGLI, admettaient l'origine wolffienne des tubes séminifères et des cordons médullaires (1) de l'ovaire, en se basant sur les recherches entreprises, chez les reptiles par BRAUN, chez les mammifères par BALFOUR. En raison de ce mode de formation, BRAUN avait désigné les cordons sexuels sous le nom de « *Segmentalstränge* ».

C'est alors (1885) que parurent les importants travaux de VON MIHALKOWICS et de JANOSIK. Presque simultanément, ils établissent les données capitales suivantes : l'épithélium germinatif intervient, pour la plus grande part, dans l'édification de la glande mâle comme dans celle de la glande femelle ; il prolifère vers la profondeur pour former des cordons cellulaires (« *Sexualstränge* » de MIHALKOWICS remplaçant l'appellation désormais impropre de BRAUN les « Segmentalstränge ») qui deviendront, dans le futur testicule, les tubes séminifères, dans l'ovaire, les cordons médullaires. Donc, à ce stade de leur développement, testicule et ovaire sont composés des mêmes éléments et c'est à partir de ce moment que finit la période d'indifférence sexuelle. Dans l'ovaire, l'épithélium germinatif

(1) Sous le terme de « *cordons médullaires* » employé d'abord par WALDEYER, on a désigné des formations très diverses : nous ne considérerons ici que celles ainsi désignées chez l'embryon qui, dans l'ébauche ovarique, sont analogues aux futurs tubes séminifères du testicule ; BRAUN avait noté déjà leur existence éphémère.

est le siège d'une seconde prolifération qui n'a pas de correspondant dans le testicule ; elle donne lieu à la formation des tubes de PFLUEGER.

Des divergences secondaires existaient cependant entre les observations des deux embryologistes : VON MIHALKOWICS pensait que, autant chez le poulet que chez le lézard, les cellules des Sexualstränge provenaient de l'épithélium germinatif, mais par voie indirecte : il se produirait une infiltration du stroma mésenchymatique par les cellules épithéliales qui se groupent sur place en cordons ; JANOSIK, au contraire, admettait la formation de cordons sexuels par une première prolifération directe de l'épithélium germinatif.

Malgré ces divergences, MIHALKOWICS et JANOSIK avaient établi un plan général du développement des organes génitaux des amniotes. Ce plan a été confirmé dans ses grandes lignes, au cours des dix dernières années, par les travaux qui ont porté sur des espèces diverses de reptiles et surtout de mammifères. On est étonné de voir que les auteurs qui suivirent la publication de ces importantes recherches remirent en honneur, dans la classe des oiseaux, les anciennes idées de BRAUN et de BALFOUR.

Je n'insisterai pas sur les observations incomplètes de LAULANIE qui abondait plutôt dans le sens de SCHMIEGELOW pour ce qui est des cordons sexuels, dont il reconnaissait l'existence éphémère, attribuant à l'épithélium germinatif le rôle prépondérant dans la formation des ovules.

Plus importantes sont les recherches de SEMON et de C.- K. HOFFMANN. SEMON fait, chez le poulet, l'étude de la glande génitale pendant la période d'indifférence sexuelle et poursuit l'étude de sa différenciation en testicule. Il décrit, chez l'embryon de quatre jours, l'épithélium germinatif épaissi et contenant de grosses cellules vésiculeuses tout comme l'avait fait WALDEYER. Ces cellules vésiculeuses sont généralement réunies en petits groupes (Ureierneste) ; elles émigrent dans le stroma conjonctif sous-jacent à l'épithélium. En même temps, se développent aux dépens de la paroi des

canalicules urinaires wolffiens ou de la capsule de BOWMANN, des cordons cellulaires pleins qui s'avancent vers l'épithélium germinatif. Ils grandissent et s'anastomosent dans le stroma conjonctif qui prolifère lui-même. L'ensemble des cordons finit par arriver au contact de l'épithélium germinatif et petit à petit les cellules vésiculeuses (Ureier) pénètrent à leur intérieur. Nous sommes à la fin de la période d'indifférence sexuelle, le testicule est constitué dans ses parties essentielles.

Peu après SEMON, C.-K. HOFFMANN fit des observations analogues chez diverses espèces d'oiseaux qui appartenaient surtout aux ordres des échassiers et des nageurs. Ce travail, qui confirmait les observations de l'auteur chez les amphibiens et les reptiles, est le dernier qui traite systématiquement de l'organogenèse des glandes génitales chez les oiseaux.

Dans l'article publié sur ce sujet, en 1906, dans le grand traité d'embryologie des vertébrés d'Oscar HERTWIG, FELIX partage entièrement l'opinion de SEMON et de HOFFMANN sans tenir compte des observations si minutieuses de JANOSIK et de von MIHALKOWICS.

Les auteurs qui s'occupèrent, dans la suite, des ébauches génitales des oiseaux ne firent pas l'étude suivie de leur développement.

C'est ainsi que d'HOLLANDER (1904) étudiant l'ovogenèse n'examine que des embryons à partir du 10e jour. NUSSBAUM, RUBASCHKIN, TSCHACHIN cherchent à connaître l'évolution des cellules sexuelles primordiales, sans établir nettement l'organogenèse de la glande génitale.

LOISEL aussi, tandis qu'il envisage surtout le rôle physiologique de celle-ci, ne s'occupe qu'accessoirement de son développement : quoiqu'il soit peu précis à cet égard, il semble bien admettre l'origine épithélio-germinative de la « glande diffuse » qui la constitue ; il ne se prononce pas sur le mode du processus.

Un dernier mot du travail le plus récent ; au cours de recherches sur l'histogenèse du tissu interstitiel de l'ovaire, GANFINI s'est occupé du développement de cet organe. Son

étude a porté sur différents animaux : des mammifères, la chèvre et le chien ; un oiseau, le poulet.

Il admet que la glande génitale se forme par proliférations successives de l'épithélium germinatif et que le corps de Wolff ne participe en rien à son édification. Bien qu'il eut été intéressant, chez le poulet, de baser son opinion sur l'examen de l'éminence génitale aux premiers stades, Ganfini est muet à cet égard ; ses figures se rapportent également à des stades trop avancés.

Comme on a pu s'en assurer par cet historique, la connaissance des premières phases du bourrelet génital est, chez les oiseaux, bien obscure ; ce manque de précision m'a déterminé à reprendre systématiquement, dès son apparition, l'étude de son développement.

L'erreur capitale commise par la plupart des auteurs, (Semon, Hoffmann, Loisel et Ganfini, pour ne citer que les plus récents), est qu'ils ont confondu deux sortes d'éléments d'aspect assez semblable, il est vrai, chez les oiseaux, mais de valeur morphologique bien distincte.

Sous le nom de « cordons sexuels » ou « Génitalstränge » (ou encore « Segmentalstränge » suivant le mode d'origine admis), on désigne, chez les oiseaux, toutes ces formations plus ou moins nettement groupées en cordons qui sont situées entre l'épithélium germinatif et les glomérules de Malpighi du corps de Wolff ; cet ensemble répond en réalité à deux sortes d'éléments qui sont, chez les mammifères, nettement distincts les uns des autres.

Il y a longtemps, en effet, que van Beneden, au cours de ses belles recherches sur l'ovaire des Cheiroptères, a distingué des cordons médullaires pleins et des cordons médullaires creux qui siégeaient au niveau du hile ; il supposait déjà qu'ils avaient une valeur morphologique différente. Mihalkowics établit définitivement une distinction entre eux : les « cordons médullaires creux » de van Beneden (qu'il

faut séparer de l'époophoron, terme sous lequel WALDEYER avait désigné les restes de la partie antérieure du corps de WOLFF) il les homologua définitivement avec les tubes du réseau de HALLER du testicule.

Plus tard, tous les auteurs qui entreprirent l'étude de l'ovaire des mammifères ont admis la distinction entre, d'une part, cordons médullaires pleins et tubes séminifères et, d'autre part, tubes du rete ovarii (cordons médullaires creux) et tubes du rete testis. Ces tubes du rete doivent être isolés des formations tubulaires, restes du corps de WOLFF. Ceux-ci deviennent, chez le mâle, les canaux efférents et l'épididyme; dans l'ovaire, ils donnent lieu à l'organe atrophique déjà nommé : l'époophoron.

Ces faits, bien connus chez les mammifères, ne le sont pas chez les sauropsides : seul ALLEN distingue, chez le Chrysemis, les tubes du rete des cordons sexuels.

Pour éviter de commettre la même confusion que nos devanciers, nous indiquerons dès le début de notre description de l'ébauche génitale la distinction entre ces éléments, sans nous préoccuper de leur similitude d'aspect.

Un dernier mot : il nous faut choisir entre plusieurs dénominations qui désignent l'ébauche du rete. Notons que ceux-ci deviendront le rete testis et les tubuli recti, c'est à dire la portion du tube génital mâle intermédiaire entre les tubes séminifères et les canaux efférents. Ces derniers sont des restes des canalicules urinaires du rein primordial, les tubes séminifères sont la partie génitale proprement dite, d'où le terme de « *connexions urogénitales* » pour désigner la portion intermédiaire. Nous emploierons ce terme, parce que c'est le plus usité, surtout dans la littérature allemande; il a d'ailleurs l'avantage d'attacher une idée topographique aux formations qu'il désigne.

Si nous n'adoptons pas le terme d' « *organe de Mihalkowics* » (attribué à l'ébauche du rete, dont les tubes s'appellent « *tubes de Mihalkowics* ») c'est qu'il présente, outre l'inconvénient d'être peu employé, celui de désigner, comme bien

isolées des formations qui, en réalité, chez les oiseaux du moins, se limitent difficilement.

D'après ce que l'examen de nos embryons nous a révélé, l'ébauche des connexions urogénitales apparaît avant les cordons sexuels. Aussi commençons-nous par l'étude des premières l'exposé de nos observations.

I. — Les premiers stades du développement du bourrelet génital. Les connexions urogénitales.

Une question non encore élucidée se rapportant à l'organogenèse des glandes génitales des Amniotes est celle qui traite du mode de développement des connexions urogénitales. Les mammifères ont été le plus étudiés à ce sujet, mais les derniers observateurs défendent des opinions différentes. Dans le groupe des Sauropsides, ainsi que nous l'avons dit précédemment, on ne les a pas envisagés comme formations isolées.

La principale cause de l'obscurité qui règne encore sur cette question réside dans le peu de netteté des images que l'ébauche présente. Wiechmann, l'auteur le plus récent qui en a fait l'étude chez les mammifères, insiste sur ce fait.

Chez le poulet, les images ne sont pas plus nettes et il y a à cela plusieurs motifs. Il n'est pas facile de distinguer, lors des premiers stades du développement des glandes génitales, ce qui est tissu mésenchymatique de ce qui est épithélial. Les « cordons du rete » dont parlent notamment Allen et Sainmont ne sont pas limités par une membrane propre du tissu mésenchymatique environnant, comme le sont l'épithélium germinatif, et l'épithélium de la capsule de Bowmann dont, d'après ces auteurs, ils seraient dérivés.

On ne constate guère dans les amas ou îlots cellulaires, au début des mitoses dont l'axe ou le siège pourrait faire croire à un accroissement du cordon dans un sens bien déterminé,

ce qui rend plus difficile la compréhension de leur mode de formation.

De plus, la forme même de « cordons cellulaires » qui relient l'éminence génitale aux glomérules wolffiens est souvent déterminée par la forme des espaces intervasculaires qu'ils occupent. Cette région est, comme nous le verrons plus tard, riche en larges vaisseaux sanguins. La veine interne du corps de Wolff encore appelée veine sous-cardinale, recueille le sang qui a passé entre les canalicules urinaires du corps de Wolff et celui qui est ramené des glomérules wolffiens par les veines rénales efférentes Il est facile de comprendre que, étant donné la position des différents organes, toutes ces veines à trajet transversal, convergent vers une zone qui occupe justement le hile futur de la glande génitale et réduit par conséquent notablement l'espace où peuvent se développer les connexions urogénitales : une portion de celles-ci sera donc nécessairement un « cordon » cellulaire plus ou moins allongé.

Un dernier point, qui rend la question difficile, est le voisinage de l'ébauche de la capsule surrénale (1). Pour avoir omis d'étudier soigneusement celle-ci, beaucoup d'auteurs ont décrit, comme faisant partie des connexions urogénitales, des cordons épithéliaux qui concourreront certainement à former la capsule surrénale.

Pour faciliter l'exposé, nous commencerons par décrire la glande génitale chez un embryon où les connexions urogénitales sont déjà constituées ; nous insisterons, de cette façon, sur le rapport de celle-ci avec les organes voisins : corps de Wolff, capsule surrénale et vaisseaux sanguins. De cette façon, nous risquerons moins de faire, quand nous

---

(1) Chaque fois qu'il sera question dans ce chapitre d' « ébauche de la capsule surrénale », il ne faudra envisager que la portion épithéliale de celle-ci, celle qui forme chez les mammifères la portion corticale.

L'autre portion (portion médullaire des mammifères) est d'origine sympathique et le lieu de son apparition est trop éloigné de la région qui nous occupe pour permettre une confusion.

nous occuperons du développement des connexions urogénitales, les mêmes confusions que les autres auteurs.

Les connexions urogénitales sont complètement développées chez un embryon de 95 heures, c'est à dire, avant le développement des premières formations dérivées de l'épithélium germinatif.

Observations personnelles.

Embryon de 95 heures. — En ouvrant la cavité péritonéale d'un embryon de cet âge, on découvre, après enlèvement du foie et des intestins, deux organes volumineux, situés de chaque côté du mésentère contre la paroi postérieure. Ils présentent une teinte rougeâtre encore peu accusée, signe d'une vascularisation peu intense. Ces organes sont les deux reins primordiaux ou corps de Wolff.

Ils constituent dans leur ensemble deux bourrelets longitudinaux, pairs, saillants librement dans la cavité du corps. L'axe de ces bourrelets est légèrement oblique d'avant en arrière et de dehors en dedans, par suite de la plus grande largeur de la racine du mésentère dans les régions antérieures.

La saillie due à ces organes est, en réalité, peu marquée au niveau de la portion céphalique ; celle-ci se continue insensiblement avec la paroi postérieure de la région thoracique. L'extrémité céphalique se trouve au niveau de la base du cœur. La moitié caudale du corps de Wolff est plus saillante et est limitée, en dedans et en dehors, par un sillon profond. Elle se termine assez brusquement et se continue, à son extrémité postérieure, avec un bourrelet léger et court dû au canal de Wolff. Celui-ci aboutit, après un trajet court, au cloaque.

La longueur totale du rein primordial, c'est à dire toute la région occupée par les canalicules wolffiens, est d'environ 2900 μ.

Sur sa surface interne, on distingue macroscopiquement un autre bourrelet plus petit et régulièrement arrondi ;

c'est le *bourrelet génital* dont la couleur blanc-jaunâtre tranche nettement sur la teinte rose du corps de Wolff.

Un examen de la figure d'ensemble nº 1 qui représente la coupe transversale du tronc au niveau de la région sexuelle aidera le lecteur à comprendre la description qui va suivre.

A la coupe transversale, le corps de Wolff présente assez bien une forme quadrilatère. L'angle postéro-externe de ce quadrilatère est occupé par la coupe d'un canal longitudinal, *le canal de Wolff*. L'épithélium primitivement plat qui recouvre, à ce niveau, le rein primordial est devenu cylindrique simple : aux dépens de cette zone d'épithélium différencié se formera bientôt *le canal de Müller* ; l'extrémité céphalique montre déjà un indice de cette formation.

La portion interne du quadrilatère est occupée par les *glomérules malpighiens*. Ceux-ci sont, dans la région céphalique, régulièrement alignés les uns derrière les autres ; dans la portion moyenne, cet alignement n'est plus régulier de sorte qu'une seule coupe transversale peut intéresser deux ou même trois glomérules voisins (1).

Entre les glomérules et le canal de Wolff sont les *canaux urinaires*, déjà bien développés, dont le trajet commence à devenir sinueux. Les sinus sanguins qui les séparent sont encore assez réduits.

Comme on le voit, le corps de Wolff est à ce stade presqu'entièrement constitué ; seule, dans la portion toute caudale, l'ébauche des canalicules urinaires ne présente qu'une lumière très réduite, non en communication avec celle du canal de Wolff. Les glomérules sont à peine ébauchés à ce niveau.

Envisageons maintenant *les rapports du corps de Wolff*.

Sur la face dorsale (postérieure) du corps de Wolff, dans toute son étendue, on voit la coupe d'une large veine ; c'est la *veine cardinale postérieure*. Placée d'abord dorsalement

---

(1) Il ne peut être question ici que de glomérules primaires. Les glomérules secondaires ou tertiaires se forment seulement plus tard.

par rapport au canal de Wolff, elle longe bientôt son côté interne.

Tout le pourtour du corps de Wolff, tapissé par l'épithélium péritonéal, répond à la cavité cœlomique et par son intermédiaire aux organes viscéraux et aux parois externes du tronc.

Les rapports du corps de Wolff sont surtout intéressants à bien connaître pour son côté interne. Il est longé, sur une portion de son étendue, par l'ébauche de la capsule surrénale et par celle de la glande génitale à laquelle l'unissent les connexions urogénitales et dont la séparent par intervalle la veine sous-cardinale et les sinus veineux qui y aboutissent.

Pour faciliter la compréhension des rapports de ce côté, nous distinguerons au corps de Wolff trois régions d'intérêt purement topographique.

1°) *région présexuelle* s'étendant de son extrémité céphalique à l'extrémité céphalique de la glande génitale ;

2°) *région sexuelle* ;

3°) *région postsexuelle* : toute la portion du corps de Wolff en arrière de la glande génitale.

Il nous suffira de décrire, pour comprendre les rapports de ce côté, les différentes particularités que présentent nos coupes transversales sériées dans le sens antéro-postérieur.

La région présexuelle mesure environ 1200 μ et intéresse les 16 premiers tubes urinaires wolffiens. C'est toute la région du corps de Wolff qui se trouve en avant de l'origine de l'artère omphalomésentérique (du moins à gauche ; à droite, elle est plus longue encore). Cet endroit est, à ce stade, environ à la hauteur du 26e segment ; il correspond à l'extrémité céphalique de la glande génitale. Il en est de même dans les stades ultérieurs. Dans la première moitié de cette région, les deux corps de Wolff sont uniquement séparés par l'aorte. De celle-ci partent des deux côtés de courtes branches artérielles qui sont les artères afférentes des glomérules. A mesure qu'on avance dans la série des coupes, l'aorte,

moins engagée entre les deux corps de Wolff, est plus dorsalement placée.

A 500 μ en arrière de l'extrémité céphalique du corps de Wolff (c'est à dire au niveau de la pointe du cœur, à la fin de la portion stomacale du tube digestif, en plein milieu du foie), apparaissent, sur son côté interne, des cordons épithéliaux.

Ces cordons cellulaires s'étendent depuis l'angle de la racine du mésentère jusqu'au niveau de l'espace situé entre l'aorte et le corps de Wolff. Certains d'entre eux arrivent au contact des glomérules malpighiens ; cette disposition s'explique facilement par l'étroitesse de l'espace laissé à leur développement. L'ensemble de ces cordons cellulaires constitue l'ébauche surrénale.

Ils peuvent entourer complètement les veines internes du corps de Wolff (veines sous-cardinales) mais la plupart restent sur leur pourtour externe. Les deux veines sous-cardinales longent chacune l'angle correspondant de la racine du mésentère ; elles sont séparées l'une de l'autre, par une assez grande quantité de tissu mésenchymatique lâche situé au devant de l'aorte. L'amas de ces cordons surrénaux est traversé par les artères rénales afférentes, venant de l'aorte et, près de la racine du mésentère, par les sinus veineux qui s'abouchent dans la veine sous-cardinale.

Aucune modification notable ne se produit dans les rapports des différents organes jusqu'à ce qu'on arrive au point où se détache de l'aorte l'artère omphalomésentérique, c'est à dire à la fin de la région présexuelle.

Nous examinons les rapports internes du corps de Wolff dans la

Région sexuelle. — Un nouvel organe vient s'ajouter aux précédents l'ébauche génitale représentée par l'*épithélium germinatif*, c'est à dire l'épithélium péritonéal devenu cylindrique, et les *connexions urogénitales* qui forment, sous l'épithélium, une masse de tissu compact : c'est cette masse qui détermine la forme arrondie du bourrelet. Notons que

celui-ci, beacoup moins long que l'organe urinaire, mesure seulement 1400 μ.

L'examen de trois coupes transversales, faites à trois niveaux différents de la région et représentées fig. 2, 3, 4, facilitera notre description.

La figure 2 représente une coupe transversale de la région sexuelle à son extrémité antérieure. L'ébauche de la glande génitale occupe, à ce niveau, l'angle que forme la face antérieure du rein primordial avec la face correspondante du mésentère, c'est à dire l'angle inféro-interne du corps de Wolff. Il résulte de cette disposition que la première connexion urogénitale apparaît sous forme d'un cordon épithélial interposé entre le 17e glomérule et l'ébauche génitale ; il présente une direction dorso-ventrale ou même légèrement oblique en dehors.

Là, où n'existe pas de connexion urogénitale, le glomérule est séparé de l'ébauche sexuelle par la veine sous-cardinale et la veine rénale efférente qui y aboutit.

Dorsalement à ce groupe veineux, se trouvent les cordons épithéliaux bien limités de l'ébauche surrénale.

Plus dorsalement encore, la face interne du corps de Wolff répond au tissu mésenchymatique périaortique.

La coupe représentée fig. 3 est faite assez notablement plus en arrière, au niveau du 25e glomérule.

L'ébauche génitale, plus volumineuse et plus saillante, tend à se placer sur la face interne du corps de Wolff mieux pédiculisé aussi. Ceci explique le changement de direction des cordons urogénitaux qui sont maintenant obliques de dehors en dedans.

La racine du mésentère est plus rétrécie, de sorte que les deux glandes génitales droite et gauche sont plus rapprochées l'une de l'autre. Les veines sous-cardinales, qui ont participé à ce rapprochement, se sont fusionnées sur la ligne médiane au-dessous de l'aorte. Cette fusion ne s'étend que sur quelques coupes ; les veines sous-cardinales dont le calibre se réduit, se séparent de nouveau un peu plus bas.

Les autres rapports de la face interne du rein primordial sont conservés. Notons cependant qu'en certains endroits, là où l'ébauche génitale n'est pas séparée de l'ébauche surrénale par les sinus veineux, la limitation de l'une et de l'autre ébauche est difficile à faire. Nous reviendrons bientôt sur ce fait.

La 3e coupe (fig. 4), faite assez près de l'extrémité caudale de la glande génitale, montre celle-ci appendue tout à fait sur la face interne du mésonephros. Cette face, devenue plus vaste, répond successivement dans le sens ventro-dorsal, au mésentère par l'intermédiaire de la cavité du corps, au hile de la glande génitale à laquelle l'unissent les connexions urogénitales moins régulières et à direction presque ventro-dorsale, à la veine sous-cardinale, puis enfin au tissu mésenchymatique périaortique. Les cordons surrénaux qui étaient devenus de plus en plus rares dans les coupes précédentes ne se voient plus ici.

Région post-sexuelle. — Nous serons bref pour les rapports du corps du Wolff dans sa portion post-sexuelle : plus d'organe important à considérer.

La veine sous-cardinale présente un calibre de plus en plus réduit, puisque cette portion du corps de Wolff n'est à ce stade, pas vascularisée. Toute la face interne du mésonéphros tapissée par l'épithélium péritonéal non différencié répond, par l'intermédiaire de la cavité du corps, au mésentère intestinal.

C'est intentionnellement que nous avons donné, dans leurs détails, les rapports des trois organes qui occupent la région génito-urinaire ; nous évitons ainsi dans l'esprit du lecteur toute confusion. D'après ce que nous avons décrit, l'ébauche surrénale longe la glande génitale sur son côté dorsal et son bord interne ; elle la dépasse, assez notablement en avant ; son extrémité postérieure aboutit environ au milieu du bourrelet génital.

Nous pensons qu'il est utile d'envisager séparément, sur cet embryon, ces deux ébauches en insistant sur leur structure histologique.

En ce qui concerne l'*ébauche de la capsule surrénale*, nous confirmons les observations de Soulié (1903, p. 269). A ce stade (96 heures) cet auteur dit « qu'elle est représentée par de petits amas épithéliaux de 25 à 40 μ étagés le long de la veine interne du corps de Wolff entre ce vaisseau et les glomérules wolffiens supérieurs, dont ils restent séparés par une traînée d'éléments mésodermiques ».

Cette description, exacte pour les portions antérieures de l'ébauche, doit être modifiée pour la portion caudale. N'oublions pas, en effet, que si l'ébauche surrénale apparaît, sur la série des coupes transversales, bien avant l'ébauche génitale, la longueur sur laquelle elle s'étend étant de 1200 μ, elle aboutit jusque près de la moitié de cette dernière. Or, à ce niveau, il est impossible que les cordons arrivent au contact des glomérules wolffiens qui sont beaucoup plus ventralement placés.

Ce détail a son importance, parce que le voisinage des éléments surrénaux et des glomérules a fait croire, à tort, que les premiers n'étaient que des évaginations des seconds.

Au point de vue histologique, les amas surrénaux sont des îlots de cellules de forme et de dimensions variables ; ils sont constitués d'un nombre assez réduit de cellules dont les limites se voient généralement bien. L'ensemble de l'îlot est bien limité du tissu mésenchymatique ambiant par une membrane propre. Ce caractère, qui semble être distinctif de ceux des connexions urogénitales, n'est cependant pas suffisamment net pour permettre de distinguer les éléments, là où les deux ébauches viennent en contact.

Il nous reste à décrire maintenant *la structure de l'ébauche génitale*. Nous distinguons l'épithélium germinatif et l'ébauche des connexions urogénitales.

L'épithélium germinatif n'est qu'une partie de l'épithélium péritonéal. Il est formé de cellules cylindriques surélevées et est délimité du tissu mésenchymatique sous-jacent, par une membrane propre nette. Entre les cellules cylindriques, se trouvent des cellules ovoïdes ou arrondies plus claires,

les « Ureier » de Waldeyer. La présence de ces éléments, d'ailleurs peu nombreux, à ce stade et aux précédents, ne permet pas, à l'encontre de ce que dit Soulié, de limiter la région génitale.

Sous l'épithélium germinatif, se trouve un ensemble de formations désignées par la plupart des auteurs sous le terme de « connexions urogénitales » ; il correspond à l'organe que Sainmont appelle « organe de Mihalkowics ».

A cet ensemble, nous distinguons deux parties. Une portion volumineuse se trouve entre l'épithélium germinatif et les sinus veineux décrits précédemment. C'est une masse cellulaire homogène, où il est impossible de distinguer ni cordons épithéliaux, ni travées conjonctives ; les limites cellulaires mêmes se voient difficilement. Nettement limité du côté de l'épithélium germinatif, ce tissu se continue sans transition nette avec le tissu mésenchymatique de la racine du mésentère et celui du corps de Wolff. Du côté wolffien, il se prolonge jusqu'à la paroi des sinus veineux qui semblait la limiter ou se continue avec la seconde portion. (V. fig. 2, 3 et 4.)

La seconde portion des connexions urogénitales est constituée par des formations cylindriques qui partent de la masse sous-germinative que nous venons de décrire et s'engagent régulièrement entre deux veines rénales efférentes voisines. Chaque cordon aboutit à un glomérule malpighien et sa longueur est déterminée par la distance qui sépare l'amas central du glomérule correspondant.

Nous avons compté 16 formations analogues en rapport avec 16 glomérules malpighiens. Le premier des glomérules intéressé est le 17e des glomérules du mésonephros.

Histologiquement, ces formations semblent formées du même tissu que la masse sous-germinative. Leur limite se montre souvent nette, parce qu'elle est déterminée par les sinus veineux eux-mêmes.

Le point où un cordon urogénital se continue avec l'épithélium externe de la capsule de Bowmann n'est pas toujours

d'une grande netteté. Il n'y a jamais, comme cela a été constaté pour les mammifères, de prolongation de la cavité glomérulaire au centre du cordon.

L'angle que fait la connexion avec la surface glomérulaire est variable ; il est déterminé par la direction sensiblement rectiligne du cordon.

Disons encore que, si la plupart des glomérules n'entrent en rapport qu'avec un seul cordon urogénital, les plus postérieurs d'entre eux ne se conforment pas à cette règle. A leur niveau, plusieurs traînées cellulaires, qui peuvent former un réseau de cordons urogénitaux, arrivent parfois au contact d'un seul glomérule. (V. fig. 4).

Nous croyons en avoir suffisamment dit sur la disposition, les rapports et la structure des organes de la région génito-urinaire chez cet embryon pour que le lecteur soit orienté. Cette description que nous avons taché de rendre aussi claire et complète que possible, nous permettra d'être plus bref pour les autres embryons.

La question qui nous occupe est de savoir *quelle est l'origine des connexions urogénitales* déjà si développées ici, alors qu'aucune formation sexuelle ne s'indique encore.

Nous rechercherons ce mode de formation sur des embryons plus jeunes.

Embryon (âgé de 4 jours Zenker) (en réalité 82 *heures*) (1).—Le corps de WOLFF est notablement moins développé que chez l'embryon de 95 heures. Pas de sinus sanguins entre les canaux urinaires. Les glomérules ne sont formés que dans la moitié antérieure du rein primordial. A certains endroits, la veine interne du corps de WOLFF communique encore avec la veine cardinale postérieure, par de larges arcs veineux

---

(1) Age calculé d'après les tables de l'Atlas d'Embryologie de Mathias Duval.

qui passent sur la face interne et postérieure du corps de Wolff : c'est là un indice de sa récente formation.

L'examen de la région génitale montre que l'ébauche génitale n'est représentée que par l'épithélium germinatif (v. fig. 6). Cette disposition est très nette, dans les 2 /3 postérieurs. Dans le tiers antérieur, c'est à dire la portion située directement en arrière de l'origine de l'artère omphalomésentérique, on le voit plus difficilement, parce que là se trouve également l'*ébauche surrénale.*

Cet embryon convient particulièrement à l'étude de cette ébauche ; aussi croyons-nous utile de la décrire ici. Notre description précisera, en la rectifiant un peu, celle que Soulié a donnée d'après un embryon de 88 heures et rendra plus facile l'étude des embryons ultérieurs.

Les cordons surrénaux sont de véritables bourgeons qui se sont détachés de l'épithélium péritonéal. Ces bourgeons prennent naissance suivant une ligne longitudinale qui longe le bord interne du corps de Wolff et cela dans toute la zône surrénale dont nous avons déjà indiqué les limites. Cette ligne est marquée par un sillon profond dans une grande partie de son étendue, sillon dû au voisinage de deux bourrelets constitués: l'externe, par l'organe urinaire, l'interne, par la veine interne du corps de Wolff assez superficielle à ce stade. Les cordons surrénaux s'engagent dans l'espace réduit qui sépare ces deux organes (v. fig. 5 et 6).

Dans la portion caudale où le sillon est moins marqué, les cordons surrénaux apparaissent au même endroit ; ils passent parfois sur le côté interne de la veine interne du corps de Wolff. (V. fig. 7).

L'ébauche surrénale prend naissance, par conséquent, sur le côté externe de l'ébauche génitale (seulement représentée par l'épithélium germinatif) entre celui-ci et le corps deWolff. Ce n'est que plus tard, à mesure que les cordons s'enfoncent dans le tissu mésenchymatique périaortique, qu'elle occupe le bord interne et postérieur de la glande génitale, comme il a été décrit pour l'embryon de 95 heures.

Si nous insistons sur ce mode de formation, c'est qu'il nous paraît typique et constant ; il semble se faire de même chez les mammifères (v. les fig. de WIECHMANN), mais jusqu'ici il n'a pas été suffisamment précisé. Nous pensons que ce sont des images telles que celles que nous a révélées cet embryon que certains auteurs ont considéré à tort, comme les premiers stades de la constitution des connexions urogénitales (v. notamment les travaux d'ALLEN).

Embryon de 85 heures. — C'est le stade intéressant, *celui où apparaissent les connexions urogénitales* : nous ne pouvions l'aborder qu'en ayant une connaissance exacte des stades précédemment décrits.

Nous nous bornons actuellement à une simple description de la structure de l'ébauche génitale, sans nous occuper encore de l'interprétation des faits.

Examinons une coupe transversale faite en avant de l'artère omphalo-mésentérique. Dans la zone surrénale, mêmes dispositions que celles précédemment décrites : du sillon surrénal, partent des cordons épithéliaux qui s'engagent entre le corps de WOLFF et la veine sous-cardinale.

D'autres cordons, déjà plus avancés dans leur évolution, sont isolés dans le tissu mésenchymatique compris entre l'aorte et les glomérules malpighiens.

Aucun changement n'est à signaler avant qu'on n'atteigne le 17e glomérule wolffien, situé à hauteur du point où l'artère omphalo-mésentérique se détache de l'aorte.

Une coupe, faite un peu en arrière de ce point, intéresse l'ébauche génitale. L'épithélium germinatif présente l'aspect déjà décrit ; notons qu'ici encore, il est bien limité vers la profondeur par une membrane propre. Sous l'épithélium, se trouve une masse de tissu compact où ne se distinguent ni cordons épithéliaux, ni travées conjonctives. Ce tissu compact d'apparence homogène se continue, du côté interne de la masse, avec le tissu mésenchymatique lâche de la racine du mésentère. Sur son pourtour externe et postérieur, il est limité

par la veine sous-cardinale et les sinus veineux qui y aboutissent. Là où ceux-ci n'existent pas, il arrive au contact des glomérules malpighiens, sur une assez grande étendue de ceux-ci. L'angle postéro-interne de la masse sous-germinative est souvent relié par des traînées cellulaires aux cordons qui occupent déjà l'emplacement typique de l'ébauche surrénale. (V. fig. 9 et 10).

En réalité, la limite entre les deux ébauches est à cet endroit difficile à établir, ce qui s'explique par leur voisinage immédiat.

Malgré l'aspect homogène de la masse cellulaire sous-épithéliale à ce niveau, il faut la considérer comme formée de deux sortes de cordons à directions perpendiculaires : les surrénaux se dirigeant perpendiculairement à la surface péritonéale vers les côtés de l'aorte, les urogénitaux, au contraire, allant de l'amas urogénital sous-germinatif vers les glomérules malpighiens.

Cette hypothèse est rendue plausible par les images que montrent les coupes suivantes faites en arrière de la zone surrénale. Ici, seuls les cordons urogénitaux persistent : ils ont une direction sensiblement parallèle à la surface péritonéale.

Une troisième coupe faite dans la portion terminale de la zone génitale nous montre des images plus faciles à déchiffrer. Ici, les glomérules malpighiens commencent seulement à se former et en certains points même, on ne peut distinguer encore d'épithélium externe ou d'épithélium interne.

Cependant, déjà en cet endroit, apparaît sous l'épithélium germinatif une condensation cellulaire reliée par des traînées cellulaires vagues aux ébauches glomérulaires. Parfois, ces traînées n'existent pas du tout (v. fig. 11).

Dans le cas de l'embryon que nous décrivons, l'amas urogénital n'est en rapport, d'une façon nette, qu'avec 7 ou 8 glomérules. Pour les glomérules suivants, d'ailleurs à peine indiqués, ces rapports deviennent douteux ou complètement absents.

En raison de ces images, nous nous croyons autorisé à considérer ce stade comme celui auquel se forment les connexions urogénitales, car lorsqu'elles sont entièrement formées, elles arrivent au contact non plus seulement de 7 mais de 16 glomérules du corps de WOLFF (cf. l'embryon âgé de 95 heures).

D'où proviennent ces connexions urogénitales ? C'est à dire comment devons-nous interpréter les images décrites ?

Une première hypothèse à considérer : ce sont des dérivés de l'épithélium germinatif. Nous nous hâtons de rejeter cette hypothèse car, sur tous nos embryons, l'épithélium germinatif est bien limité par une membrane propre le séparant du tissu sous-jacent.

Deux autres hypothèses restent à examiner : ou bien les connexions urogénitales sont des évaginations de l'épithélium externe des capsules de BOWMANN, ou bien ils sont le résultat d'une condensation d'un tissu mésenchymatique lâche qui sépare l'épithélium germinatif des glomérules malpighiens.

Dans le premier cas, l'union avec ceux-ci est primitive, dans le second, au contraire, elle est secondaire.

Tout un ensemble de raisons tend à nous faire admettre la seconde hypothèse.

Envisageons d'abord certains arguments négatifs :

1) Pour être certain que les connexions urogénitales soient des évaginations de la capsule glomérulaire, il faudrait voir quelques-uns de ces cordons bien en continuité avec l'épithélium externe du glomérule et s'avançant par un bout libre dans le tissu mésenchymatique. Nous n'avons pas constaté de telles images.

2) Le point où le cordon urogénital aboutit au voisinage du glomérule est, même quand l'organe est constitué, plutôt un rapport de contact qu'une véritable continuité. Souvent même la région de contact n'est pas réduite, comme elle le serait dans le cas d'une évagination, aux dimensions restreintes d'un pédicule, mais elle s'étend sur une grande portion de la surface glomérulaire.

3) Jamais non plus, nous n'avons vu de prolongation de la cavité glomérulaire dans les cordons urogénitaux, ce qui s'observerait facilement — cela a été vu chez le chat notamment —, si la continuité était primitive.

Comme arguments positifs de la nature mésenchymatique des connexions urogénitales, notons l'aspect homogène de la masse sous-germinative, la transition peu nette entre elle et le tissu mésenchymatique du mésentère et enfin la présence d'images de condensation sous-germinative sans connexions avec les glomérules et cela à des endroits où les glomérules sont à peine ébauchés (fig. 11 et même fig. 8).

Nous avons noté d'ailleurs un certain parallélisme entre le développement des connexions urogénitales et la constitution des glomérules malpighiens, sans avoir cependant de preuves que les premiers dérivaient des seconds.

En résumé, les embryons à ce stade font admettre l'idée *que les connexions urogénitales sont, au début de leur constitution, le résultat d'une condensation du tissu mésenchymatique sous-jacent à l'épithélium germinatif.*

Nous ne nous attarderons pas à la description des autres embryons tels que ceux de 4 jours (FLEMMING), 95 heures (FLEMMING), qui ne font que confirmer les observations déjà décrites. Chez les derniers embryons cités, les cellules constitutives des connexions urogénitales sont fréquemment en mitose. Celles-ci, qui se voient dans toute la masse et sont abondantes, expliquent l'accroissement rapide de l'organe et son volume déjà notable chez un embryon de 95 heures, comme le premier que nous avons décrit.

Discussion bibliographique.

Voyons maintenant comment nos observations sur le développement des connexions urogénitales s'accordent avec celles des autres auteurs.

Le groupe des mammifères a été le plus étudié et, dans ce

groupe, la confusion entre les formations qui nous occupent et les cordons sexuels a été dissipée assez tôt.

Les opinions encore défendues aujourd'hui sur l'origine des connexions urogénitales peuvent se distinguer en trois catégories.

1°) *Elles sont dérivées du corps de Wolff* et plus spécialement de l'épithélium externe des capsules de Bowmann. Cette opinion, d'abord énoncée par von Mihalkowics, a été ensuite adoptée par Semon, Hoffmann et Gemmil chez les Amphibiens, par Hoffmann (89 et 98) et Peter (04) chez les reptiles et bien démontrée plus récemment par Sainmont (05) chez le chat. Elle fut admise aussi dans leurs travaux ultérieurs par von Winiwarter et Sainmont (08), puis par von Winiwarter (10) après son étude de l'ovaire humain.

2°) Les connexions urogénitales se forment *aux dépens de l'épithélium germinatif*. Diverses modalités sont admises dans le mode de ce processus décrit par Janosik (85), Coert (98) et Allen (05) chez les mammifères. Ce dernier auteur arrive à des conclusions analogues chez les reptiles. (06),

3°) Ce sont *des dérivés du tissu mésenchymatique* dont les cellules se disposent de façon à former des cordons pleins ou tubes d'aspect épithélial. Telles sont les opinions de Boüin (00) chez la grenouille, de Wiechmann (12) chez les mammifères.

Parmi ces travaux qui ont conduit leurs auteurs à adopter des manières de voir en apparence si opposées, peu sont faits de façon systématique et quelque peu complète.

Beaucoup d'entre eux sont assez anciens et ont déjà été l'objet de la critique de mes devanciers. Je me bornerai, par conséquent, à m'occuper des observations plus récentes, faites chez les mammifères surtout, par Sainmont (chat) par Coert et Allen (lapin et porc), enfin tout récemment par Wiechmann (chien et porc).

Sainmont décrit en 1906, sous le nom d' « organe de Mihalkowics », l'ébauche du rete ou des connexions urogénitales chez le chat. En désignant au moyen d'une appellation

propre cette ébauche, il la décrit comme un organe bien distinct, par son origine, de la masse des « cordons sexuels ». Cet organe de Mihalkowics est constitué par le pelotonnement de 14 tubes, les tubes de Mihalkowics, issus de l'épithélium externe des capsules de Bowmann. A leur extrémité distale, ces tubes se mettent secondairement en continuité avec les tubes séminifères dans le testicule ou leurs équivalents dans l'ovaire, les cordons médullaires.

Parfois, ces tubes de Mihalkowics arrivent au contact de l'épithélium péritonéal (surtout dans la région présexuelle), mais ils en restent indépendants.

Comme l'avait démontré von Mihalkowics, la lumière du tube de Mihalkowics se continue avec celle du tube urinaire par dégénérescence des glomérules de Malpighi.

Notons encore que l'organe de Mihalkowics se forme très rapidement chez le chat : sa première apparition se marque chez les embryons de 24 jours, c'est à dire à la fin de la période d'indifférence sexuelle et à un moment où apparaissent déjà les phénomènes de dégénérescence glomérulaire.

Von Winiwarter (1911) fit, chez l'homme, des observations analogues à celles de Sainmont chez le chat. Il abandonnait ainsi la manière de voir qu'il avait adoptée antérieurement (1900), chez le lapin, à la suite d'un travail où l'organogénèse de la glande n'avait d'ailleurs été étudiée qu'accessoirement.

Antérieurement (en 98) au travail de Sainmont, une autre origine de l'ébauche de rete avait été préconisée par Coert à la suite de sa longue étude de l'organogenèse des glandes génitales des mammifères (lapin et chat).

D'après lui, les connexions urogénitales se différencient au sein d'un tissu d'origine épithéliale qu'il a désigné sous le nom de « Rete Blastem ».

Voici, en résumé, la conception que Coert se fait de l'ébauche génitale pendant la période d'indifférence sexuelle ; elle est constituée :

1°) d'un épithélium superficiel ; 2°) d'un blastème péri-

phérique couche de cellules épithéliales volumineuses et à noyau clair. Cette portion dérive de l'épithélium superficiel avec lequel d'ailleurs elle se continue. C'est à ses dépens que se développent les cordons médullaires ; 3°) d'une couche profonde, le « Rete Blastem », formée de petites cellules à noyau foncé, au sein de laquelle se différencient le rete ovarii chez la femelle, le rete testis et les tubuli recti chez le mâle. Cette portion dérive aussi de l'épithélium superficiel.

Coert admet donc, pour le rete, une origine différente de celle admise par von Mihalkowics : pas de participation wolffienne. Il a cependant vu, dans la région sexuelle, de courtes évaginations des capsules glomérulaires, mais elles ne joueraient aucun rôle dans l'édification de l'organe.

L'opinion de Coert rallia bientôt de nombreux partisans, Skrobansky partage sa manière de voir après son étude chez le porc. Waldeyer et Buhler font de même lorsqu'ils publient, quelques années plus tard, leurs articles respectivement sur les « cellules sexuelles » et sur le « développement des organes génitaux » dans le grand traité d'embryologie d'Oscar Hertwig.

Une opinion assez semblable à celle de Coert, quoiqu'en différant sur certains points, est celle que défendit Allen chez les mammifères et les reptiles (Chrysemis).

Les connexions urogénitales seraient homologues des cordons médullaires et tubes séminifères. Ce ne seraient que des bourgeons cellulaires que l'épithélium péritonéal pousserait dans la profondeur des tissus, au niveau de la portion présexuelle. Secondairement, ils se mettent en rapport avec les glomérules dont la capsule externe peut cependant parfois fournir une évagination. Le rete s'étend sur le côté externe de la glande génitale et la déborde en avant jusqu'aux premiers glomérules du pronéphros.

Nos observations sur l'ébauche génitale du poulet étaient déjà très avancées, quand nous prîmes connaissance du travail récent de Wiechmann.

Il étudie les embryons de porc et de chien : ses observations sont précieuses à plus d'un point de vue. L'auteur, bien au courant de la question, a le mérite d'en avoir signalé le premier les difficultés et d'avoir tenté de débrouiller les confusions faites par ses devanciers.

En essayant d'établir un plan général de la formation des organes étudiés, Wiechmann met en garde contre les généralisations trop hâtives des observations fournies par une espèce unique.

Nous dirons cependant, à propos de ses propres observations, que la technique employée ne paraît pas, à l'examen des figures, des plus électives ; elle semble obscurcir encore des images déjà difficiles à déchiffrer.

L'opinion défendue par Wiechmann est la suivante : le rete se développe « ins primäre Mesenchym [1] zwischen dem progonalen (vielleicht auch dem cranialen gonalen) Teil der Geschlechtsleiste und den Bowmanschen Kapseln der Urniere, wobei dieser primär in Verbindung sein kann mit den beiden genannten Epithelflächen, welche beide an der Ansatzstelle der Anlage an derselben vielleicht auch dem Mutterboden angehören. Die endgültige Verbindung mit dem Bowmanschen Kapselepithel und den Samen-Kanälchen resp. Marksträngen des Geschlechtsdrüsen ist dann selbstverständlich eine sekundäre » (p. 677 et 678).

Telles sont actuellement les opinions défendues sur la nature des connexions urogénitales : Coert et Allen, qui les font dériver de l'épithélium péritonéal, défendent une manière de voir opposée à celle de Sainmont qui n'admet que la participation glomérulaire. Wiechmann occupe une position intermédiaire qui paraîtra cependant à d'aucuns inconciliable avec les précédentes, parce qu'il y est question de

---

[1] Sous ce terme, Wiechmann, à l'exemple de Bonnet, comprend le tissu lâche à cellules étoilées qui n'est qu'une partie du mésoblaste, par conséquent avant la différenciation en tissus dérivés tels que l'épithélium coelomique, le blastème musculaire, etc.

nature épithéliale chez les uns, de nature mésenchymatique chez l'autre.

En réalité, nous pensons qu'on aurait tort de vouloir généraliser trop les résultats fournis par l'étude d'une seule espèce, même aux espèces voisines et, à plus forte raison, aux espèces d'un autre groupe.

Les connaissances précises révélées par SAINMONT doivent-elles nous faire rejeter complètement les observations consciencieuses d'ALLEN, parce qu'elles sont discordantes ? Nous n'hésitons pas à répondre négativement.

Cela ne veut pas dire que nous admettons sans réserve l'exactitude des observations de tous ces auteurs. C'est ainsi que les figures de COERT nous font supposer que, s'il n'a pas trouvé de limite à la face profonde de l'épithélium germinatif ou même autour des cordons surrénaux, c'est que la technique employée était défectueuse. Les limites cellulaires et les limites des cordons sont difficiles à mettre en évidence (surtout semble-t-il chez le lapin), mais une technique soignée parvient toujours à les montrer.

Pour ce qui est de l'ébauche des connexions urogénitales, la mise en évidence des limites est plus difficile ; il nous paraît que, dans certains cas du moins, cette difficulté s'explique par la nature mésenchymatique de cette ébauche.

Le travail d'ALLEN (porc et lapin) a été l'objet d'une critique de la part de WIECHMANN ; cet auteur, par sa connaissance de l'ovaire du porc et du lapin, était plus autorisé que nous à la faire. Il résulte de cette critique qu'ALLEN, en décrivant l'ébauche des connexions urogénitales en avant de la glande génitale, a décrit, en partie du moins, des cordons cellulaires qui entraient dans la constitution de l'ébauche surrénale.

Après une comparaison des observations de COERT, d'ALLEN et des siennes, WIECHMANN finit par considérer comme correspondants le « Rete Blastem » de COERT, les « invaginations péritonéales » d'ALLEN (sauf peut-être les plus antérieures) et ses futures « connexions urogénitales ». Il identifie les

Retesprossen antérieurs d'ALLEN avec ses « Zellbrücken ». Ceux-ci sont des formations cellulaires qui partent d'un sillon tapissé par l'épithélium péritonéal (Langsrinne in proximo-basalen Teile des Geschlechtsleiste wo die Zellbrücken in dessen Vertiefungen gegen die Bowmanschen Kapseln entspringen). Ce sillon correspond, par sa situation à notre sillon surrénal. Notons d'ailleurs que les « Zellbrücken » qui en émanent sont, comme l'indiquent les fig. 13, 14 et 15 de WIECHMANN, en continuité immédiate avec l'ébauche surrénale.

Nous pensons, par conséquent, qu'ils font partie de cette ébauche et nous sommes d'accord avec WIECHMANN lorsqu'il considère que, dans la constitution du rete, ce sont les amas cellulaires les plus postérieurs de la région qui jouent le rôle principal.

Insistant sur ce fait que, comme COERT, il s'est trouvé dans l'impossibilité de distinguer, dans les premiers stades, les proliférations de l'épithélium cœlomique et celles de l'épithélium glomérulaire, qu'il n'a, de plus, pu séparer les constituants du rete du tissu mésodermique, WIECHMANN admet que les éléments cellulaires de cet organe se différencient au sein du mésenchyme.

C'est parce que nous nous trouvions devant les mêmes impossibilités que nous avons adopté la même conclusion chez le poulet.

Mais que faut-il penser des évaginations glomérulaires si nettes décrites par SAINMONT comme entrant seules dans l'édification de l'organe de MIHALKOWICS ?

ALLEN les a vues également et les décrit comme se mettant en continuité avec ses « invaginations péritonéales ». COERT en a signalé au niveau des glomérules les plus postérieurs, mais ne leur confia aucun rôle.

Pas plus que JANOSIK ou GANFINI, je n'en ai vu chez le poulet.

Il faut remonter à la disposition existant dans les stades jeunes, pour s'expliquer les différences apparentes de ces

processus. Celles-ci sont en réalité peu importantes ; pour le comprendre, retenons bien ce qui suit.

On sait que l'appareil excréteur des vertébrés se développe aux dépens d'une portion du mésoderme, plus spécialement aux dépens de la portion située entre le segment secondaire (Felix) ou scléro-myotome et la plaque latérale. Cette portion est désignée sous le nom de *plaque intermédiaire* (Mittelplatte) ou, plus souvent, par le terme de « *Ursegmenstiel* » (pédicule du somite).

C'est par différenciation de ce pédicule creux ou plein que se développent tous les canaux urinaires.

Très tôt dans la série phylogénique, l'Ursegmenstiel perd ses connexions avec le scléro-myotome. Il reste plus longtemps en continuité avec les plaques latérales et cette union est maintenue définitivement chez les Gymnophiones et même, pour les somites les plus céphaliques, chez les reptiles.

Cette connexion fait que le canal urinaire est uni à l'épithélium du cœlome. Le point où les lumières de ces deux formations se continuent l'une dans l'autre est le *néphrostome*. En effet, de même que la fente cœlomique, apparue entre les deux feuillets de la plaque latérale, se continue avec la fente très réduite séparant les deux feuillets plus ou moins distincts du pédicule somitique, de même la cavité cœlomique se continue avec la lumière du canal urinaire. On peut donc dire que celle-ci n'est qu'une portion de cellelà, portion que Ruckert et van Wyhe ont appelé néphrotome.

Chez les vertébrés supérieurs, cependant, cette connexion n'est pas conservée et le pédicule du somite, qui constituait une masse cellulaire compacte, perd ses relations avec les deux feuillets des plaques latérales par transformation d'une portion de sa masse condensée en tissu lâche, par formation de cellules mésenchymatiques ; il n'y a donc plus de néphrostome, tel que nous l'avons défini plus haut.

Je tiens à rappeler ce que dit Felix au sujet de cette séparation (pages 203-204, 1906) :

« Die Abschnürung von der Seitenplatte kann früher oder später erfolgen, gewöhnlich sind es die kranial gelegenen Ursegmentiele die ihren Zusammenhang mit der Seitenplatte länger bewahren. Die Abschnürung kann sich manchmal so verzögern dass der Ursegmentiel seine Zusammensetzung aus Somato- und Splanchnopleura bereits früher aufgegeben hat. Ferner können die hintereinander gelegenen Zellkugeln — namentlich die der späteren mittleren und kaudalen Urnierenregion, — durch Vermehrung ihrer eigenen Elementen — wachsen, mit Vorgänger und Nachfolger zusammenstossen und schliesslich zu einem einheitlichen Strang, dem « nephrogenen Gewebstrang », verschmelzen (teileweise Reptilien, teilweise Vogel und Saugetiere....)

» ....Die Zellkugeln sind durch Auflockerung ihrer Peripherie unscharf gegen die Umgebung abgegrenzt, sie erscheinen nur durch ihre konzentrische Schichtung und durch ihre dicht gefügte zentrale Partie als besondere Gebilde. Schreitet die Auflockerung von der Peripherie gegen dass Zentrum vor, so verschwinden so wohl die konzentrische Schichtung als auch die dichtere Lagerung der Zellen in der Mitte der Kugel und damit ist der ehemalige Ursegmenstiel unserer Beobachtung entzogen, wir können ihn nicht mehr von den umgebenden Mesenchymgewebe unterscheiden ? Er ist — wenn der Ausdruck erlaubt ist — latent geworden..... »

On comprend aisément, après cet exposé général, qu'il n'existe pas une grande différence entre, d'une part ce tissu d'apparence mésenchymatique et d'autre part, l'épithélium cœlomique (c'est à dire un dérivé de la plaque latérale),ou les ébauches glomérulaires,(c'est à dire le résultat de la différenciation du « Gewebstrang »).

Ce « tissu mésenchymatique latent » peut subir, dans la suite, une différenciation absolument analogue aux premières différenciations de l'Ursegmenstiel de la plupart des amphibiens par exemple, c'est à dire passer de l'état de tissu mésenchymatique latent à celui de cordon plein (nephrogene Gewebstrang), avant de passer au stade de tube segmentaire.

L'exposé de Felix nous explique facilement aussi que dans certains cas, ce tissu mésenchymatique, à la place duquel vont se développer les connexions urogénitales, pourra évoluer séparément des capsules de Bowmann et de l'épithélium cœlomique, comme nous l'avons vu chez les oiseaux; tandis que, dans d'autres cas, sans être d'origine différente, il sera en relation primaire avec l'épithélium cœlomique (Allen) ou les glomérules de Malpighi (Sainmont).

Le seul point à envisager dans ce cas, est le mode de séparation du pédicule du somite et de la plaque latérale, le matériel cellulaire intermédiaire pouvant rester uni à l'une de ces deux formations ou être indépendant de chacune d'elles.

Kuschakewitsch émet une hypothèse semblable lorsqu'il dit (p. 165) : « Wie ich der Arbeit von Schreiner (1902) entnehme stehen bei den Vögeln :

1°) der Teil der Seitenplatte, welchen später dass Keimepithel bildet; 2°) die Nierenkanälchen und, 3°), das Stroma in so innigen, genetischen Beziehungen, dass es kein wunder wäre, wenn die Genitalstränge (1) bald als Derivate von den einem, bald von dem anderen dieser Komponenten der Urogenitalanlage erscheinen wurden. »

Le peu de différence que nous distinguons entre tissu mésenchymatique — non encore différencié en tissu conjonctif — et l'épithélium péritonéal, permet de comprendre qu'il puisse exister des connexions intimes entre l'ébauche génitale (portion du rete) et l'ébauche surrénale. Ces connexions intimes, signalées par von Mihalkowics déjà, ont été vues par d'autres auteurs notamment Hoffmann et Allen.

En effet, comme Soulié et, après lui Poll l'admettent, il est certain que la zone corticale de l'ébauche surrénale est le résultat de proliférations de l'épithélium cœlomique. Nous avons précisé le siège de ces proliférations dans la partie

---

(1) Pour « connexions urogénitales », ne connaissant pas l'ébauche génitale du poulet, KUSCHAKEWITSCH n'a pu éviter la confusion de mes devanciers.

descriptive de ce chapitre. Mais nous avons signalé également, dans les embryons plus âgés (95 heures), là où le rete était constitué, les connexions entre les deux ébauches. Notre fig. 11 correspond absolument à ce que Hoffmann observa lorsqu'il admit une origine commune des pseudo « Genitalstränge » et de l'ébauche surrénale, origine qu'il croyait être glomérulaire.

Il nous semble donc que si dans la plus grande partie de son étendue, et en tout cas sa moitié céphalique, l'ébauche surrénale dérive de l'épithélium péritonéal, l'ébauche des connexions urogénitales participe également à sa formation par production de prolongements postéro-internes de sa masse. Allen défend énergiquement aussi cette participation.

En résumé, nous admettons, comme Wiechmann l'a admis chez le porc et le chien, que *les connexions urogénitales se différencient chez le poulet, aux dépens du tissu mésenchymatique situé entre l'épithélium péritonéal, ou plutôt la portion externe du futur épithélium germinatif, et les glomérules malpighiens primaires.*

Chez les reptiles, ou du moins chez les chéloniens, les rapports avec l'épithélium germinatif sont conservés et les cordons du rete apparaissent comme des « invaginations péritonéales ».

Chez les mammifères, les observations de Coert, Allen et surtout Sainmont ont montré l'existence d'évaginations glomérulaires. D'après ce dernier auteur, celles-ci entreraient seules dans la constitution de l'organe ; étant donné le point de vue que nous avons envisagé, il n'y a là, à priori, rien d'impossible.

Un fait cependant nous a frappé lors de la comparaison des observations de Sainmont et des nôtres : ce n'est pas tant la différence d'origine des connexions urogénitales — qui nous semble plus apparente que réelle —, mais plutôt le manque de concordance dans les moments de leur apparition.

Chez le poulet, avons-nous dit, les connexions urogénitales sont les premières formations qui se montrent dans la différenciation de l'ébauche génitale. Les glomérules wolffiens sont à peine indiqués et le corps de WOLFF est très loin d'avoir atteint le terme de son évolution.

Cette précocité s'explique, nous semble-t-il, par l'âge phylogénique de ces formations.

Chez le chat, au contraire, l'organe de MIHALKOVICS apparait seulement à la fin de la période d'indifférence sexuelle ; à ce stade, le mésonéphros est entièrement constitué et sa portion céphalique entre déjà en régression.

Il y a lieu de se demander si ces cordons ne sont pas des éléments de nouvelle formation qui, provenant d'un organe déjà fort avancé dans sa différenciation, le glomérule de Malpighi, supplée à un manque de suffisance du matériel primitif. Si ce dernier est suffisant, les évaginations glomérulaires seront absentes ou réduites (COERT et ALLEN); s'il manque complètement (ce qui doit être difficile à prouver), les tubes de MIHALKOVICS d'origine wolffienne seront plus développés et constitueront à eux seuls l'« organe de MIHALKOVICS ».

Ceci n'est évidemment qu'une simple hypothèse suggérée par l'apparition tardive, au cours l'ontogenèse, des tubes de MIHALKOVICS chez le chat.

Valeur morphologique des connexions urogénitales.

Il résulte de ce qui a été dit dans le chapitre précédent et conformément aux observations d'ALLEN, de WIECHMANN et aux miennes, que les connexions urogénitales se forment aux dépens de la partie latérale de l'Ursegmentstiel. Le siège et les rapports de ce « Mutterboden » nous oblige à les considérer comme homologues du néphrostome.

C'est parce qu'elles se forment aux dépens du même matériel cellulaire que, morphologiquement parlant, nous comparons les connexions urogénitales aux canalicules né-

phrostomiens. Un cordon urogénital, si tant est qu'on puisse l'isoler, n'est rien autre chose qu'un canalicule néphrostomien ayant perdu et sa lumière centrale et ses connexions avec l'épithélium cœlomique.

Nous n'admettons pas l'opinion d'Allen qui, les décrivant comme des « invaginations » péritonéales », les considère comme homologues des « cordons sexuels ». Ceux-ci sont uniquement des dérivés de l'épithélium germinatif ; il est inutile de nous expliquer à cet égard, car l'inexactitude de cette opinion ressort de ce que nous avons dit précédemment. L'importance que Allen attache à la présence, dans les cordons urogénitaux, de « Ureier » est certes exagérée : notre étude de ces cellules nous a montré (v. plus loin, chapitre V) que leur pénétration dans ces cordons est secondaire : elle est le résultat inévitable de leur migration dans l'épaisseur de la glande génitale.

Les connexions urogénitales sont des formations anciennes tant phylogéniquement que ontogéniquement.

Elles paraissent avoir subi au cours de la phylogenèse une réduction notable : s'étendant dans toute la longueur du tronc chez les ganoïdes, elles sont beaucoup plus réduites chez les amniotes où leur nombre atteint les environs du chiffre 16. Ce chiffre se réduit d'ailleurs encore au cours de l'ontogenèse : les connexions urogénitales de l'embryon sont toujours plus nombreuses que les tubes droits de l'adulte qui en dérivent.

En comparant, dans les différentes classes d'amniotes, les rapports de l'ensemble des connexions urogénitales avec les organes voisins, on constate des différences à première vue surprenantes.

Ainsi que Sainmont l'a décrit chez le chat, — et nous conserverons sa description comme la plus précise, — les premiers « tubes de Mihalkovics » débouchent dans les cavités des premiers glomérules du mésonéphros. L'organe de Mihalkovics dépasse par conséquent en avant la glande génitale et occupe la région présexuelle du corps de Wolff. Il s'étend

alors, dans le sens caudal, le long du hile de la glande en n'atteignant pas son extrémité postérieure (chat) ou jusque celle-ci (porc d'après ALLEN).

Chez les sauropsides, la disposition est différente : les connexions génitales n'apparaissent qu'au niveau du 16e glomérule wolffien (chez le poulet). Elles ne dépassent pas en avant l'ébauche génitale.

Ces différences de rapports s'expliquent facilement par nos idées actuelles sur l'évolution phylogénique du système urinaire et de la glande génitale.

Pour ce qui est du premier, les beaux travaux de BRAUER, chez les Gymnophiones, ceux de SCHREINER et de B. KERENS, chez les amniotes, sont arrivés à cette conclusion générale qu'il existe, chez les amniotes comme les anamniotes, un organe excréteur primitivement unique ou Holonéphros ; celui-ci se différencie suivant les conditions spéciales de développement et de structure plus ou moins compliquées des espèces en trois parties : Pronéphros, Mésonéphros, et Métanéphros.

KERENS, qui étudia surtout les premiers stades du développement du pronéphros et du mésonephros chez les Amniotes, arriva encore à cette conclusion intéressante au point de vue phylogénique : l'appareil excréteur des amniotes occupait primitivement tous les segments du tronc, il présente des ébauches identiques dans toute son étendue ; mais tandis que sa partie craniale va en s'atrophiant, sa partie caudale va au contraire en se compliquant progressivement.

Cette conclusion est pour nous de première importance.

Les rapports différents de l'organe de MIHALKOVICS avec l'appareil urinaire chez les oiseaux et chez les mammifères s'explique par la régression ou l'atrophie craniale de celui-ci. L'organe de MIHALKOVICS, restant stationnaire, se comporte vis à vis du rein primordial comme s'il s'acheminait vers son extrémité céphalique ; c'est ce qui explique que, chez le chat, les premiers tubes de MIHALKOVICS sont en continuité avec les glomérules les plus céphaliques, alors qu'il ne le

sont pas chez le poulet ; de même, la région postsexuelle est plus développée chez le chat que chez le poulet.

En ce qui concerne l'évolution de la glande génitale, nos idées actuelles expliquent aussi les différences signalées. Chez le chat, l'organe de Mihalkovics s'étend plus céphaliquement que l'ébauche génitale elle-même. Avec Felix, Kuschakewitsch et d'autres, nous admettons que la glande génitale s'étendait primitivement dans toute la longueur du tronc et qu'elle a subi un raccourcissement cranio-caudal au cours de son évolution phylogénique. Chez les mammifères, le rete qui ne participe pas à ce raccourcissement se prolongera plus céphaliquement, par rapport à l'ébauche sexuelle, qu'il ne le fait chez le poulet.

En résumé, l'ensemble des connexions urogénitales sont des formations phylogéniquement anciennes qui apparaissent tôt au cours de l'ontogenèse : elles dérivent de cette portion spéciale du mésoblaste qui siège au point de continuation du pédicule somitique avec la plaque latérale. Elles correspondent donc, étant donné ce siège et le matériel de leur formation, aux canalicules néphrostomiens du pronéphros.

Chez les amniotes, cet organe constitue un ensemble phylogéniquement stationnaire qui ne participe pas aux raccourcissements cranio-caudaux de l'appareil urinaire et de l'ébauche génitale. Les différences de ses rapports anatomiques, vis à vis de ces derniers, dans les différents groupes, s'expliquent par le degré de ces raccourcissements.

II. — Evolution ultérieure de l'ébauche génitale. L'épithélium germinatif et les formations qui en dérivent.

Jusqu'ici, nous n'avons décrit que les limites de la zone qui pourra devenir l'épithélium germinatif. Voyons maintenant l'aspect de l'ébauche génitale, alors que l'épithélium commence à se différencier nettement. Nous commençons cette étude par l'examen d'un *embryon de* 4 3/4 *jours*.

La forme du bourrelet génital est peu modifiée. Il est cependant plus régulièrement arrondi et ce n'est guère que dans sa portion toute céphalique qu'il présente des sillons longitudinaux assez accusés.

Il mesure en longueur 1050μ.

Le corps de l'éminence génitale est formé, comme dans l'embryon âgé de 95 heures, par une masse de tissu compact, dans laquelle le tissu mésenchymatique se distingue difficilement du tissu épithélial. Les connexions urogénitales ont atteint leur complet développement.

L'épithélium germinatif est formé dans la portion moyenne du bourrelet, de deux ou même trois assises de cellules qui s'insinuent les unes entre les autres. Ces cellules sont cylindriques ou prismatiques à grand axe perpendiculaire à la surface du bourrelet. Les noyaux, qui sont assez allongés, se placent à des niveaux différents dans l'épaisseur de l'épithélium. Les limites cellulaires sont assez nettes, surtout dans les coupes traitées à la triple coloration de FLEMMING. Les cellules en mitose sont assez rares.

A ses deux extrémités, l'épithélium germinatif devient de moins en moins épais, pour ne plus être formé que de cellules cubiques.

Il se continue assez brusquement en dehors avec l'épithélium péritonéal tapissant le corps de WOLFF. En dedans, au niveau de sa réflexion sur la face correspondante du mésentère il prend, peu à peu, les caractères de l'épithélium de ce dernier.

Entre les cellules péritonéales, se voient les « Ureier » chargés de boules vitellines ; on en trouve également dans l'épithélium du mésentère.

La membrane propre sur laquelle l'épithélium repose apparaît, en coupe, comme un ligne nette parallèle à la surface du bourrelet ; elle présente cependant des dépressions vers la profondeur, là où l'épithélium est plus épais à cause de la présence d'une cellule sexuelle primordiale.

Rappelons enfin que l'aspect de l'épithélium, tel que nous l'avons décrit, n'intéresse que la portion antérieure et moyenne du bourrelet, c'est à dire la portion la plus avancée. A l'extrémité postérieure, l'épithélium germinatif ne présente pas encore des caractères si accusés. Notons d'ailleurs que le corps de Wolff lui-même n'est qu'ébauché dans la portion caudale, car il n'y a pas encore de trace d'une vascularisation dans cette région.

Embryon de 5 jours.— Ce stade diffère peu du précédent. La forme de l'éminence génitale s'est accentuée davantage et se présente maintenant dans toute son étendue, comme un bourrelet plein, arrondi Le corps de Wolff s'est également développé dans sa portion caudale ; celle-ci s'étend plus en arrière et se détache plus fortement de la paroi postérieure du corps. Au point de vue des caractères de l'épithélium germinatif, peu de chose à dire. L'épithélium s'est épaissi sur une plus grande étendue, surtout dans la portion postérieure. Il s'étend actuellement sur une longueur de 1230 μ. La limite profonde, constituée par sa membrane propre, est nette. Celle-ci est fréquemment traversée par les grosses cellules vésiculeuses qui passent dans le stroma sous-jacent.

La masse sous-germinative des connexions urogénitales n'a guère subi de modifications ; elle a peu augmenté de volume. On n'y distingue pas encore de cordons épithéliaux séparés par du tissu conjonctif.

Nous nous sommes arrêté à la description de ce stade, parce que c'est d'après un embryon de cet âge que Semon a décrit la glande génitale indifférente. En réalité, la période d'indifférence sexuelle n'est pas encore à sa fin ici : ni les cordons séminifères, ni leurs correspondants dans l'ovaire, les cordons médullaires, ne sont formés.

Embryon de 5 3/4 jours. — L'éminence génitale est devenue plus saillante par suite d'une prolifération active de ses éléments constitutifs (surtout dans la portion caudale).

Elle s'est peu allongée dans le sens antéro-postérieur. En même temps, elle perd petit à petit sa forme régulièrement arrondie pour se mouler sur les organes voisins, à savoir : forme quadrilatère dans la portion céphalique (au moins à gauche), triangulaire dans sa portion caudale.

L'épithélium germinatif n'est pas plus épais qu'au stade précédent, mais il s'en distingue par l'irrégularité de sa limite profonde : l'épaisseur de l'épithélium germinatif est variable suivant les endroits considérés. Il faut cependant se garder de considérer cette irrégularité de la limite profonde comme due uniquement à des foyers localisés d'activité multiplicatrice de l'épithélium germinatif ; le passage constant de cellules sexuelles primordiales doit aussi entrer en ligne de compte.

Dans la masse centrale de l'éminence génitale on commence à distinguer deux espèces de cellules : des cellules allongées, à noyau plus foncé et plus petit, qui ont l'aspect de cellules conjonctives ; des cellules plus arrondies et plus claires, les plus nombreuses, qui ont conservé leur aspect primitif et semblent de nature épithéliale.

Cette différenciation, encore peu accentuée ici, ira en progressant. En réalité, ces deux tissus se sont différenciés aux dépens d'une masse commune, la masse des connexions urogénitales que nous avons reconnue, dans le chapitre précédent, comme de nature mésenchymatique primaire.

Cette origine commune n'est pas faite pour nous étonner ; il existe de nombreux exemples d'évolution des tissus dérivés du mésoblaste en tissu épithélial ou en tissu mésenchymatique.

Rappelons à ce propos que RUBASCHKIN admit, comme d'ailleurs COERT et ALLEN, que le tissu conjonctif de la glande génitale, même l'épaisse albuginée du testicule, peut en tout ou en partie dériver de l'épithélium germinatif. Nous ne pensons pas qu'il en soit ainsi chez le poulet, où tout le tissu conjonctif de l'ébauche génitale paraît se différencier aux dépens d'une partie du mésenchyme primaire sous-germinatif,

l'autre partie donnant naissance à des formations d'aspect épithélial, les connexions urogénitales.

Embryon de 6 1/2 jours. — Rien à ajouter sur la forme de l'ébauche génitale ; ses dimensions antéro-postérieures ne sont pas augmentées.

Ce stade est intéressant, parce qu'on y assiste à la formation des « cordons sexuels » ou cordons de première prolifération.

L'épithélium germinatif présente à distinguer deux zones, l'une superficielle, l'autre profonde. La première a conservé les caractères de l'épithélium décrit précédemment : épithélium à cellules cylindriques ou prismatiques. Cette zone est limitée profondément par une membrane propre, nette, un peu ondulée. (V. fig. 33 et 34).

Cette membrane ne se voit pas là où la portion superficielle se continue avec la profonde.

Celle-ci est constituée par des cordons épithéliaux pleins, plus ou moins limités par une membrane propre de même nature que celle de l'épithélium germinatif. Les cellules constitutives des cordons présentent les mêmes caractères que celles de l'épithélium germinatif ; notons cependant qu'elles sont moins fortement colorées.

L'étude du développement des « cordons sexuels » montre qu'ils naissent sous forme de simples épaississements locaux de l'épithélium superficiel ; petit à petit, en s'avançant dans le stroma sous-jacent, ces bourgeons s'arrondissent et deviennent des bourgeons autonomes.

Ils sont dirigés tantôt obliquement, tantôt perpendiculairement à la surface du bourrelet ; l'irrégularité de leur direction semble montrer qu'elle dépend uniquement des conditions de moindre résistance des tissus sous-jacents. Ils se développent rapidement avec une grande intensité et cela dans toute l'étendue de l'épithélium germinatif.

Cette rapidité du processus rend difficile la détermination de son point de départ. Il semble que, comme le fait a été déjà signalé pour les cordons de Pflüger ou de seconde profi-

lération par d'Hollander, ce processus s'étend du milieu de la bandelette génitale vers ses deux extrémités.

Dans ces cordons de première prolifération, se trouvent, comme dans l'épithélium germinatif,de grosses cellules claires, les « Ureier » de Waldeyer. Néanmoins, ces cellules se trouvent aussi entre les cordons ; nous reviendrons plus tard sur ces faits.

Le processus de formation des cordons de première prolifération s'est étendu très rapidement et cesse bientôt : les embryons les plus âgés ne montrent plus qu'exceptionnellement de connexions entre l'épithélium superficiel et les cordons qui en dérivent.

Avec l'achèvement de ce processus, finit la période d'indifférence sexuelle qu'il faut prolonger, contrairement à ce qu'ont fait certains auteurs, (Waldeyer, Hoffmann, Semon), jusqu'à la fin du 7e jour de l'incubation.

A cet âge, en effet, l'ébauche génitale indifférente prendra les caractères ou du testicule ou de l'ovaire embryonnaire. Comme Mihalkovics et Janosik l'ont décrit en 1885, les cordons de première prolifération deviendront les « tubes séminifères » dans le testicule et dans l'ovaire, « les cordons médullaires. »

Discussion bibliographique.

Le mode de formation des cordons de première prolifération que je viens de décrire, se rapproche très sensiblement de ce que Sainmont a décrit chez le chat. Nos observations diffèrent de celles de Sainmont par ce seul fait que nous avons vu les « Ureier » de Waldeyer pendant toute la période d'indifférence sexuelle, aussi bien dans l'épithélium germinatif que dans les cordons médullaires. Allen fait les mêmes observations chez les mammifères (porc et lapin). Popoff les confirme pour la taupe et la chienne.

Cette partie de nos observations ne fait donc que confirmer, dans la classe des oiseaux, ce que ces auteurs ont décrit chez les mammifères.

Cette confirmation a cependant sa raison d'être si l'on songe à toutes les opinions contradictoires défendues récemment encore chez les Sauropsides.

Dans le groupe des reptiles, si proche de celui des oiseaux, seul ALLEN a décrit la formation des cordons sexuels aux dépens de l'épithélium germinatif. Ses observations sont en désaccord avec celles de BRAUN et de HOFFMANN, à l'opinion desquels FELIX s'est rallié en 1906. Aussi dans un travail tout récent, KUSCHAKEWITSCH, après avoir remarqué que les observations de BRAUN ne suscitent aucun doute, dit que « die ausgeführten Ergebnisse VON ALLEN (chrysemis) einerseits und die VON BRAUN (Tropidonotus) anderseits, zeigen schon dass, bei den Reptilien höchstverschieden Bildungsmodi des Genitalstränge vorkommen » (p. 165).

C'est là pensons-nous une erreur : nous admettons seulement les vues d'ALLEN et les généralisons comme lui à tout le groupe, en nous disant que BRAUN, comme beaucoup d'autres chez les Sauropsides, a confondu les « Genitalstränge » ou « cordons sexuels de première prolifération » avec les « Segmentalstränge » ou nos connexions urogénitales et cela, parce qu'il n'a pas fait une étude suffisamment complète des premiers stades.

C'est à cause de la même confusion, faite par SEMON et HOFFMANN dans le groupe des oiseaux, que mes observations ne concordent pas avec les leurs. HOFFMANN a étudié trop d'espèces différentes d'oiseaux, au détriment naturellement de la connaissance approfondie d'une seule espèce.

SEMON a rencontré, chez le poulet, les difficultés que j'ai eu moi-même à vaincre au début de cette étude, difficultés déjà signalées par JANOSIK, qui sont dues à la similitude d'aspect existant entre les éléments épithéliaux et les éléments conjonctifs. De plus, chez le poulet, différent en cela du chat décrit par SAINMONT, l'existence précoce des

connexions urogénitales, qui arrivent jusque contre l'épithélium germinatif, rend plus difficile l'étude du mode de formations des cordons sexuels. SEMON a décrit les connexions urogénitales, mais n'a pas vu se former les véritables « sexualstränge ».

JANOSIK est le seul auteur qui signale des bourgeons épithéliaux dérivant de l'épithélium germinatif ; il les identifie avec les cordons médullaires et les cordons séminifères. Nous croyons cependant qu'il a décrit des formations qui leur sont étrangères. Les fig. 2 et 11 de son mémoire, empruntées à un embryon de 2,7 cm. (c'est à dire d'après les moyennes des Normentafel DE KEIBEL et ABRAHAM et des tables de SOULIÉ, un embryon du 10e jour), ces deux figures représentent manifestement les cordons de seconde prolifération de l'ovaire. La figure 4 représente l'ébauche génitale d'un embryon de 1,7 cm. (c'est à dire de 7 jours) (*). Elle a le même aspect que l'ébauche génitale de nos embryons de 4 jours, c'est à dire bien avant la formation des cordons de première prolifération. Les amas cellulaires représentés sont certainement des cordons de l'ébauche surrénale.

Le dernier travail fait chez les oiseaux, celui de GANFINI, admet la nature épithélio-germinative des cordons sexuels, mais ne se prononce pas sur le moment ni le mode de cette formation.

Nous ferons remarquer que, chez les oiseaux, les cordons de première prolifération ne se forment pas non plus aux dépens d'un blastème (COERT), c'est à dire d'une masse de tissu mésoblastique d'où ils se différencieraient in situ. Cette opinion a été défendue, chez les mammifères, par COERT et reprise depuis par SKROBANSKY, puis par WALDEYER.

Avec SAINMONT, VON WINIWARTER et POPOFF, nous contestons formellement sa réalité.

(*) Nous croyons, avec SOULIE, que les mensurations de JANOSIK sont inexactes. L'embryon dont la longueur donnée est de 1,7 cm. correspond à nos embryons de 4 jours car, comme le dit l'auteur lui-même, il correspond au stade de la première ébauche des capsules surrénales.

Un mot encore des observations de Loisel. Cet auteur observe, pendant l'ébauche génitale indifférente, des granulations graisseuses dans les cellules sexuelles primordiales et dans les cellules de l'épithélium germinatif.

L'étude de nos embryons fixés aux liqueurs osmiques nous a montré l'exactitude de ces observations : chez un de nos embryons (100 heures), même les cellules mésenchymatiques contenaient de ces boules graisseuses. Disons de suite que cela ne nous a pas suffi pour admettre la nature glandulaire et le rôle épurateur que Loisel attribue à l'ébauche génitale indifférente. Nous nous occuperons d'ailleurs des intéressants travaux de cet auteur, lorsque nous étudierons l'évolution ultérieure des cordons médullaires ; nous ne faisons ici que confirmer ses observations dans les premiers stades.

III. — L'ébauche génitale au début de la différenciation sexuelle

Distinction entre l'ébauche male et l'ébauche femelle.

Comme nous l'avons dit, on ne distingue le sexe des ébauches génitales que chez les embryons du 7e jour.

Waldeyer croyait pouvoir distinguer le sexe au 5e jour chez le poulet, cette erreur a été propagée par nombre d'auteurs. Popoff rappelle même que l'ébauche génitale indifférente finit, chez le poulet, au 4e jour, alors que l'éminence commence seulement à se montrer à ce moment !

Semon avait pourtant déjà fait remarquer l'incertitude des caractères différentiels établis par Waldeyer, auxquels depuis, personne n'a rien ajouté. La limite des deux périodes d'indifférence et de sexualité ne pouvait d'ailleurs être établie que par la connaissance du processus qui caractérise la première, c'est à dire la première prolifération de l'épithélium germinatif. Nous croyons être le premier à l'avoir fait connaître exactement chez le poulet.

Waldeyer reconnaissait quatre caractères distinctifs entre l'ébauche mâle et l'ébauche femelle des premiers stades :

1°) l'atrophie de la glande génitale droite chez la femelle. Cette distinction est considérée comme capitale par SEMON qui notait pourtant que, au début de son développement, le testicule droit est également moins aéveloppé. Cette atrophie ne se montre guère d'ailleurs, d'après HOFFMANN, chez les grallatores et les natatores.

2°) Les modes d'évolution différents des « Sexualstränge » chez le mâle et chez la femelle.

3°) La forte prolifération de l'épithélium germinatif dans l'ovaire, caractère peu net fait remarquer FELIX

4°) La façon différente dont il se comporte dans les deux sexes, ce qui ne se montre que assez bien après la différenciation.

FELIX dit (p. 714), après l'énumération de ces soi-disants caractères distinctifs du sexe que « es bleidt also als einziges sicheres Merkmal das verschiedene Verhalten des Génitalstrange übrig, ihre umwandlung zu Hodencanälchen beim Männchen, ihre Rücrkbildung beim Weibchen ». Personnellement, il me semble que même ce caractère n'est pas si distinctif au début, puisque la transformation en tubes séminifères ne se fait qu'assez tard et que les cordons médullaires, loin d'involuer passent, dans les premiers stades de la différenciation sexuelle, par une période d'accroissement.

En réalité, SEMON, qui est de tous les embryologistes celui qui étudia avec le plus de soin l'ébauche génitale indifférente, avoue que, chez le poulet, la différenciation sexuelle est au début difficile à établir par un examen histologique, mais il dit pouvoir reconnaître sans peine le sexe « spätestens am 6. Tage » en se basant uniquement sur l'atrophie de l'ovaire droit.

Nous partageons son opinion, mais il nous semble que l'âge doit être augmenté d'un jour.

Quand on examine la série des coupes transversales du tronc *d'un embryon mâle de huit jours*, on voit apparaître, au niveau de l'origine de l'artère omphalomésentérique, l'extrémité céphalique de l'ébauche testiculaire gauche.

L'ébauche correspondante droite n'apparaît que 300 μ plus bas. Ce retard n'est pas dû à une longueur moindre, réelle cependant, de la glande droite, mais plutôt à ce que son extrémité céphalique est déviée ventralement par la veine cave au point où elle conflue avec la veine omphalomésentérique.Cette déviation fait que, la glande étant oblique par rapport à l'axe du tronc à ce niveau, sur une coupe transversale, la glande droite est plus allongée que la gauche qui reste, elle, parallèle à l'axe du corps.

Les coupes ultérieures finissent par montrer les deux ébauches génitales de volume et de forme bien arrondie ; leurs extrémités caudales se trouvent sur le même plan transversal.

Si l'on a affaire *d'un embryon du même âge femelle,* la différence de longueur et de volume des deux glandes est bien accentuée. La droite commence, dès ce moment, à involuer. La forme même de la glande est moins arrondie, plus polygonale que chez le mâle ; dans les phases ultérieures, elle s'allonge dans le sens dorso-ventral.

Examinons maintenant *la structure de l'ébauche génitale* de deux embryons au début de la période d'indifférence sexuelle, l'un mâle, l'autre femelle.

Embryon de 8 jours mâle. — L'épithélium superficiel est moins épais que dans les stades précédents. Il est généralement constitué par une seule assise de cellules cubiques, mais cet aspect n'est pas la règle, surtout pour les portions moyenne et céphalique. Il contient encore de rares cellules sexuelles primordiales qui sont moins volumineuses que précédemment.

Sous cet épithélium, régulièrement limité par une membrane propre, se trouve une zone de tissu mésenchymatique. Peu épaisse à ce stade, elle ira en s'élargissant dans les jours suivants : elle deviendra l'albuginée du testicule. Nous avons déjà fait connaître son origine.

La grande masse de l'ébauche est constituée par des cor-

dons épithéliaux anastomosés, clairs, bien limités par une membrane propre.

Les futurs tubes séminifères ne présentent pas encore ici de lumière en leur milieu. Les mailles du réseau, réduites à des fentes étroites, sont occupées par du tissu conjonctif supportant les capillaires sanguins.

Les cellules conjonctives se distinguent facilement de celles des cordons épithéliaux par leur aspect plein, sombre et leur noyau plus allongé. Cette masse épithélio-conjonctive dense a une forme régulièrement arrondie sur la coupe transversale.

La base est formée par du tissu mésenchymatique qui se continue avec celui du corps de Wolff, sauf aux points où de larges sinus veineux l'en séparent. On voit, dans ce tissu mésenchymatique, des traînées cellulaires plus denses en rapport avec les glomérules de Malpighi.

Cependant, dans la portion céphalique cette base est presque absente. Au point où le hile de l'ébauche n'est pas occupé par des sinus veineux, le noyau épithélio-conjonctif arrive au contact des glomérules malpighiens et cela sur une assez grande étendue de leur surface.

Embryon de 8 jours femelle.— La texture générale de l'ébauche ovarique ressemble plus à ce qu'elle était pendant la période indifférente ; on distingue moins nettement les diverses parties constitutives que dans le jeune testicule.

L'épithélium superficiel est plus épais ; son épaisseur varie suivant les points considérés, de sorte que sa limite profonde est ondulée.

La couche conjonctive sous-jacente, correspondant à l'albuginée testiculaire, est inégalement développée. Abondante en certains endroits, elle est presque nulle en d'autres.

Le noyau épithélio-conjonctif est constitué des mêmes éléments que dans le testicule ; mais les « cordons médullaires » sont plus sombres, moins bien délimités et, entre eux, les travées conjonctives se distinguent moins nettement.

Quant à la base, nous ne constatons guère de différence à ce stade entre l'ébauche testiculaire et l'ébauche ovarique.

Les différences de structure que nous venons de signaler entre les deux sexes iront en s'accentuant. D'autres s'y ajouteront, de telle sorte que, pour un embryon de 9 ou de 10 jours, un seul coup d'œil sur une coupe de l'ébauche génitale, suffit pour en révéler le sexe.

Dans l'ovaire, la forme générale va se modifier et s'allongera dans le sens dorso-ventral. L'épithélium germinatif va former de gros bourgeons, les «boyaux germinatifs»; ils seront nettement distincts des cordons médullaires. Enfin, dans ceux-ci apparaitra un système de lacunes qui donnent à cette portion de l'ovaire l'aspect d'un véritable treillis à larges mailles.

Un dernier caractère nous permettra de reconnaître le sexe d'un embryon encore jeune si les caractères histologiques de la glande génitale ne sont pas suffisants : le canal de MULLER qui longe le côté externe et un peu dorsal du corps de WOLFF est, chez le mâle, frappé de dégénérescence. Sa portion caudale ne présente même pas de lumière axiale. Déjà chez l'embryon de huit jours, ses éléments histologiques présentent des signes manifestes de dégénérescence nucléaire (karyolyse et picnose) et de dégénérescence cytoplasmique.

IV. — RÉSUMÉ DU CHAPITRE III.

1° Il y a lieu de distinguer dans l'ébauche génitale indifférente des oiseaux deux formations, d'aspect assez semblable, mais de valeur bien différente : les connexions urogénitales ou l'ébauche du rete et les « cordons sexuels » ou cordons épithéliaux de première prolifération.

Les connexions urogénitales se constituent les premières au cours de l'ontogenèse du poulet.

2°) Elles sont constituées déjà chez un embryon âgé de 95 heures. Elles forment un amas de tissu compact adjacent à 16 glomérules wolffiens primaires.

Ces glomérules font partie de la portion moyenne du mésonéphros.

3°) Chez le poulet, les connexions urogénitales se différencient au sein du mésenchyme qui occupe l'espace compris entre l'épithélium germinatif et les glomérules wolffiens. Elles sont nettement isolées du premier. Leurs relations avec les glomérules sont secondaires.

4°) Chez les amniotes, les connexions urogénitales apparaissent tôt au cours de l'ontogenèse : elles dérivent de cette portion spéciale du mésoblaste qui siège au point de continuation du pédicule du somite avec la plaque latérale. Elles sont donc homologues des canalicules néphrostomiens.

5°) Les différences qui existent entre les rapports de l'ensemble des connexions urogénitales avec le corps de Wolff et la bandelette germinative, chez les Sauropsides d'une part, et chez les mammifères d'autre part, s'expliquent par le fait que les connexions urogénitales constituent un ensemble phylogéniquement stationnaire qui ne participe pas au raccourcissement phylogénique cranio-caudal de l'appareil urinaire et de l'ébauche génitale.

6°) La portion épithéliale de la capsule surrénale dérive d'une portion spéciale de l'épithélium péritonéal. Cette portion constitue une zone linéaire longitudinale marquée, dans sa partie céphalique, par un sillon profond et constant ; elle correspond à l'espace étroit qui sépare les glomérules malpighiens du corps de Wolff et la veine sous-cardinale.

7°) Une portion de la capsule surrénale provient, dans sa moitié caudale, de bourgeons cellulaires détachés de l'amas des connexions urogénitales.

8°) Les cordons sexuels se forment assez tard chez le poulet, dans le courant du 6e jour de l'incubation. Ce sont de véritables bourgeons de l'épithélium germinatif ; le processus de leur formation s'étend et cesse rapidement. Ce mode

de formation est semblable à celui décrit chez les mammifères.

9°) Le tissu conjonctif de l'ébauche génitale provient de l'amas sous-germinatif d'origine mésenchymatique d'où se différencient aussi les connexions urogénitales. Les dérivés de l'épithélium germinatif n'interviennent pas dans la formation des cellules conjonctives.

Avec l'apparition des travées conjonctives, coïncide l'apparition de vaisseaux sanguins venant du corps de Wolff.

10°) Dès que le processus de formation des cordons de première prolifération a pris fin, se termine la période d'indifférence sexuelle chez le poulet ; cette période s'étend jusqu'au 7e jour d'incubation.

11°) Les caractères sexuels distinctifs de la période de sexualité sont peu nets au début. Mascroscopiquement, il n'y a guère que le moindre volume de l'ébauche ovarienne droite.

Microscopiquement, il y a dans le jeune ovaire la plus grande épaisseur et l'inégalité de l'épithélium superficiel, la limitation moins nette des cordons médullaires et la moindre abondance en tissu conjonctif.

Plus tard, les caractères différentiels sont plus nets mais ils sont basés sur l'évolution différente des deux ébauches.

12°) Chez le mâle, la dégénérescence précoce du canal de Muller sera un signe caractéristique du sexe.

CHAPITRE IV.

Le Développement de l'ébauche ovarique gauche

Recherches personnelles.

Dans le chapitre précédent, nous avons décrit l'ébauche ovarique au début de la période de différenciation sexuelle ; nous avons insisté sur les caractères qui la distinguaient de l'ébauche testiculaire du même âge. Parmi ceux-ci, le plus net est l'existence, chez l'embryon femelle, d'une différence marquée entre les volumes des ébauches sexuelles droite et gauche ; cette différence va s'accentuer au cours de la période dont nous commençons l'étude : l'ébauche droite va régresser, seule la gauche atteindra un développement complet. Aussi, c'est de cette dernière seulement que nous nous occuperons.

Dès le 9e jour, le jeune ovaire subit de profondes modifications de volume et de structure ; ces modifications permettent de le distinguer facilement d'un testicule du même âge.

Voyons d'abord les *modifications macroscopiques*. Dans les premiers temps, la longueur ne s'accroit guère ; la largeur de l'ébauche, au contraire, varie notablement comme le montre une série de coupes transversales faites dans la partie moyenne ; l'accroissement de la section transversale est rapide jusque vers le 17e jour de l'incubation.

De plus, la forme de la section transversale se modifie : polygonale à la fin de la période d'indifférence sexuelle, elle devient maintenant arrondie. Elle prend la forme d'un ovale de plus en plus allongé, dont le hile occuperait un des grands bords latéraux et la surface libre tout le reste du pourtour.

Le grand axe de cet ovale continue à s'allonger, de sorte que l'ébauche ovarique finit par prendre, dans son ensemble, la forme d'une bandelette aplatie mais très large. Cette forme ne persiste pas longtemps car, dans les premiers jours qui suivent l'éclosion, les ovules contenus dans l'épaisseur de l'organe commencent à s'accroître et donnent à la surface une apparence bosselée ; celle-ci, lorsqu'elle est très accusée, comme cela se voit chez la poule adulte, justifie la comparaison de l'ovaire avec une grappe de raisins que certains anatomistes ont faite anciennement.

Notons aussi que, dans les stades avancés, l'ovaire au lieu d'être un cylindre effilé à ses extrémités s'élargit surtout à l'extrémité céphalique, de façon à prendre une forme de prisme triangulaire (v. fig. 44).

Nous commençons, après ces préliminaires, l'étude de la *structure de l'ovaire.*

Embryon de 9 jours. — Nous distinguons, à ce stade, les différentes parties suivantes : 1°) Un épithélium superficiel d'épaisseur inégale suivant les endroits considérés.

2°) Une couche conjonctive sous épithéliale, inégalement développée aussi, qui peut être absente en certains points.

3°) La grande masse épithélio-conjonctive formée par les cordons médullaires et, en partie du moins, les connexions urogénitales qu'il est difficile d'en distinguer.

Les rapports de contact de ces dernières avec les glomérules wolffiens ne sont guère modifiés : tantôt il n'y a que des traînées cellulaires mal limitées qui s'insinuent entre les vaisseaux du hile et les canaux urinaires les plus rapprochés, pour arriver au contact de la capsule glomérulaire ; les connexions urogénitales sont mal isolées et le glomérule malpighien délimite, sur une étendue plus ou moins considérable, la masse épithélio-conjonctive sans qu'il y ait des signes de continuité bien nets entre eux.

Notons encore que les sinus sanguins, si larges au niveau du hile dans la période précédente, sont actuellement assez

réduits, ce qui est en rapport avec le processus d'involution qui frappe le rein primordial.

Embryon de 10 jours.— Longueur moyenne de l'ovaire : 1800 μ.

Nous constatons des modifications dans la structure des différentes zones précédemment décrites.

L'épithélium superficiel est toujours inégalement épais. En maints endroits, spécialement dans la partie moyenne de l'ébauche, les épaississements partiels de l'épithélium prennent la forme de véritables bourgeons. Ceux-ci sont cependant encore trop rares pour qu'on puisse, à ce stade, parler de cordons corticaux.

Histologiquement, l'épithélium est constitué de cellules cylindriques, à noyau ovalaire ou fusiforme, assez riche en chromatine et contenant un petit nucléole coloré en rouge vif par la safranine. Assez fréquemment, ces cellules sont en mitose.

Dans l'épithélium superficiel, entre les cellules décrites, se trouvent de grandes cellules globuleuses, à cytoplasme foncé et granuleux, avec de rares boules graisseuses, et à noyau clair et bosselé. Ces cellules, que nous reconnaissons comme les « Ureier » de Waldeyer, ne sont pas très abondantes et occupent surtout la portion de l'épithélium voisine du mésentère. Leur étude fera l'objet d'un chapitre spécial.

La couche conjonctive sous-jacente à l'épithélium germinatif ou « albuginée ovarique » est devenue plus large ; elle est constituée de cellules mésenchymatiques étoilées et assez distinctes les unes des autres. Comme on peut le voir sur une coupe transversale, c'est surtout dans la portion moyenne du pourtour libre que l'albuginée est bien visible ; au contraire à ses deux extrémités, c'est à dire près de la racine du mésentère et près du corps de Wolff, la substance médullaire arrive encore au contact de l'épithélium superficiel. Entre les cellules mésenchymatiques, se voient de rares « Ureier ».

Nous ne nous occupons pas maintenant de la zone médullaire qui sera étudiée en détail plus loin.

Embryon de 11 jours. — Longueur totale de l'ébauche génitale : 1850 μ.

C'est le dernier embryon dont nous examinerons l'ébauche ovarique dans son ensemble, parce que l'apparition d'une zone nouvelle va nous permettre, pour faciliter l'exposé, de scinder notre étude.

Pour la seconde fois, l'épithélium germinatif donne naissance à des bourgeons cellulaires qui s'accroissent vers la profondeur. Ces nouveaux éléments, généralement désignés sous le nom de boyaux germinatifs ou tubes de Pflüger, vont former la *zone corticale* de l'ovaire, opposée à la *zone médullaire*.

Les tubes de Pflüger sont nettement limités, régulièrement arrondis et séparés les uns des autres par d'assez larges espaces de tissu mésenchymatique lâche, restes de l'albuginée primitive qui s'est laissé pénétrer par eux. Ils occupent assez rapidement toute cette albuginée et arrivent au contact de l'extrémité périphérique des cordons médullaires dont ils se distinguent d'ailleurs facilement.

Comme l'ovaire est actuellement constitué dans ses parties essentielles, nous séparerons l'étude de l'ovaire en deux chapitres traitant l'un de la zone médullaire, l'autre de la zone corticale.

La Zone médullaire.

Evolution des cordons médullaires.

Nous avons étudié, dans le chapitre III, le mode de formation des cordons de première prolifération qui, dans l'ovaire, deviennent les cordons médullaires. Ils naissent sous forme de bourgeons dérivés de l'épithélium germinatif ; en s'accroissant dans la profondeur, ils refoulent la masse des connexions urogénitales primitivement sous-jacentes à l'épithélium, de

telle sorte que celle-ci occupe le hile de l'organe et refoule même les tubes urinaires du corps de Wolff.

Après cette première période, que nous appellerons période de *formation*, les cordons médullaires vont passer par d'autres phases de leur évolution ; comme von Winiwarter et Sainmont, nous distinguerons une phase assez courte d'*hypertrophie*, suivie d'une phase de *dégénérescence*.

Celle-ci se poursuit jusqu'après l'éclosion : ce n'est que chez un poussin du 14e jour que les cordons médullaires embryonnaires ont disparu comme tels ; une petite partie d'entre eux ne régresse pas, mais subit une différenciation en tissu interstitiel.

Ces trois phases qui caractérisent l'évolution complète des cordons médullaires s'accompagnent naturellement de modifications de leur structure : c'est ce que va révéler la description des ovaires de nos différents embryons.

Nous ne nous occupons plus actuellement que des cordons médullaires et de la portion avoisinante de l'amas des connexions urogénitales qui participe à leur évolution ; on sait que la plus grande masse des connexions urogénitales constitue l'ébauche du rete ovarii ; elle fait ainsi partie, anatomiquement parlant, du corps de Wolff ou plutôt de ses reliquats.

Embryon de 8 jours. — Comme nous l'avons dit à la fin du chapitre III, la masse épithélio-conjonctive de l'ovaire ou, plus exactement, sa zone médullaire est constituée de cordons épithéliaux anastomosés, assez mal délimités, par une membrane propre. La fig. 27 montre un de ces cordons mieux isolé que les autres. Ils sont formés de cellules adjacentes, trapézoïdales, à limites cellulaires généralement bien visibles ; leur noyau ovoïde et assez clair contient un nucléole rouge vif et quelques grains de chromatine disséminés sans ordre défini sur un réticulum achromatique.

Entre les cordons épithéliaux, se trouve la charpente conjonctive qui sert de support aux vaisseaux sanguins : les

travées conjonctives apparaissent sous forme de bandes foncées et étroites, les noyaux des cellules conjonctives sont allongés et plus colorés que ceux des cellules épithéliales.

Enfin une troisième forme cellulaire, sur laquelle nous n'insisterons pas, les « Ureier ».

Embryon du 9e et du 10e jour. — Le premier coup d'œil jeté sur une coupe d'ovaire, à ce stade, révèle déjà un nouvel aspect. La zone médullaire est creusée d'un nombre plus ou moins grand de lacunes qui, partant du hile, rayonnent vers la périphérie ; elles restent localisées à la portion avoisinant le hile, mais elles sont toujours assez éloignées des glomérules wolffiens, dont la masse pleine du rete les sépare.

Ces lacunes apparaissent au milieu d'un cordon médullaire sous forme de fentes étroites et irrégulièrement limitées. La direction générale des lacunes s'explique ainsi par la disposition rayonnante des cordons cellulaires au sein desquels elles se forment. Bientôt elles s'élargissent, leur calibre devient semblable à celui des vaisseaux sanguins avec lesquels, à ce stade du moins, elles ne communiquent pas ; aussi les en distingue-t-on facilement en tenant compte de leur siège, des cellules cubiques qui les limitent et de l'absence de globules du sang à leur intérieur. (V. fig. 22 et 13).

A l'intérieur de la cavité lacunaire, on ne distingue rien, ni liquide colorable par les réactifs ordinaires, ni éléments figurés. Il est intéressant de noter que les méthodes électives des chondriosomes ne nous ont pas montré une disposition spéciale de ceux-ci, disposition comparable à celle que ALTMANN, REGAUD et MAWAS, etc..., ont décrite dans les cellules glandulaires en activité.

Puisque ce système de lacunes ne présente de communication ni avec les vaisseaux sanguins, ni avec les canaux urinaires, nous devons le considérer comme un ensemble de vésicules closes, apparaissant au sein d'un tissu épithélial, qui en détermine la forme. Ces vésicules, dont le volume s'accroît sans cesse, peuvent confluer et devenir très vastes

surtout dans la région du hile. Il n'y a rien à noter sur les éléments constitutifs des cordons médullaires ; notons qu'un bon nombre d'entre eux sont restés des formations pleines. Il y a d'assez nombreuses mitoses.

Embryon du 11e jour. — La zone médullaire a subi, du fait de l'accroissement des cordons médullaires, une notable augmentation de volume. Mais celle-ci est due, en outre, à l'élargissement et à l'extension du système de lacunes précédemment décrit.

Pour la facilité de la description, nous allons distinguer dans les cordons médullaires, deux catégories suivant qu'ils sont ou non creusés d'une cavité; nous serions, dans ce but, assez tenté d'employer les termes « cordons médullaires creux » et « cordons médullaires pleins », si ces appellations ne risquaient de produire une confusion, déjà faite par Janosik, avec les mêmes termes adoptés jadis pour l'ovaire des mammifères par van Beneden, termes qui désignaient, les premiers les tubes du rete, les seconds les cordons de première prolifération ou cordons médullaires proprement dits.

Nous distinguerons donc une portion périphérique de la zone médullaire, où les cordons épithéliaux sont pleins, et une portion basilaire occupant toute la zone du hile de l'ovaire, qui ressemble à un véritable tissu spongieux (voir fig. 22). Il n'y a pas de limite nette entre ces deux régions.

Portion périphérique : Nous ne pouvons ajouter grand'chose à la description des cordons cellulaires déjà donnée pour l'embryon de 8 jours. Notons seulement leur aspect plus sombre et la moins grande netteté de leurs limites.

Pour ce qui est de leurs rapports avec les cordons corticaux, nous dirons que nous n'avons pas constaté, comme Ganfini l'a fait chez l'embryon de 12 jours, de continuité entre ces deux éléments, cette continuité entre deux formations de même nature n'aurait cependant, à priori, rien d'étonnant ; elle existe, de façon nette, chez certains mammifères (chat) où elle est évidemment primitive.

Portion basilaire : Elle présente, dans son ensemble, l'aspect d'un réseau de minces travées cellulaires qui délimitent de larges mailles. Ces mailles ne sont autre chose que les lacunes précédemment décrites ; elles sont très larges et de forme polygonale au niveau du hile, moins nombreuses et plus étroites vers la portion périphérique, où elles ont encore la forme allongée et la direction rayonnante que nous leur avons décrites au début de leur apparition (v. fig. 24).

En même temps, nous devons décrire des modifications histologiques qui intéressent les parois des lacunes : l'épithélium d'abord cubique est maintenant formé de cellules surbaissées généralement fusiformes. Entre l'épithélium de deux cavités voisines, existe une grêle charpente conjonctive qui porte les vaisseaux et dans laquelle se trouvent des Ureier ou gonocytes primaires, soit isolés, soit par groupes de deux ou trois.

Une nouvelle catégorie de cellules se montre maintenant : des *leucocytes*, dont le grand nombre attire l'attention. Ce qui frappe surtout, outre leur aspect spécial, c'est leur amoncellement en petits foyers qui tend à leur faire attribuer un rôle important dans l'évolution des organes étudiés.

Diverses formes leucocytaires s'observent pendant la période d'incubation du poulet : elles ont été décrites avec soin par W. DANTSCHAKOFF. Cependant une variété très spéciale est surtout abondante dans l'ovaire du 12e au 18e jours ; il s'agit de cellules bourrées de grains ayant beaucoup d'affinité pour les colorants basiques (crystallviolet, safranine, hématoxyline ferrique), leur noyau est polylobé.

Les mêmes éléments ont été signalés récemment par LEPLAT dans la membrane vasculaire de l'œil de différents embryons d'oiseaux. Il décrit et figure chez des embryons de 10 à 11 jours (p. 508) de « véritables foyers de formation de ces cellules ; elles semblaient se former aux dépens des cellules du mésenchyme qui deviendraient globuleuses, plus foncées et dont les chondriosomes se transformeraient en les grains précités ».

J'ai observé les mêmes foyers de formation, non pas dans l'ébauche génitale, mais dans le mésenchyme situé en arrière du corps de Wolff, entre celui-ci et l'ébauche du rein définitif, ainsi que sur les côtés de l'aorte. Ces cellules mésenchymatiques après qu'elles ont subi une différenciation complète gagnent, en passant sur le côté interne du corps de Wolff, le hile de l'ébauche génitale et pénètrent dans celle-ci, où elles se rassemblent en amas compacts, envahissant et désagrégeant le tissu épithélial.

Elles jouent probablement un rôle phagocytaire et interviennent, en tous cas, dans le processus de dégénérescence qui frappe les cordons médullaires, processus dont leur présence est un des premiers symptômes. C'est surtout sur les préparations traitées au crystallviolet que ces cellules étaient bien visibles ; notre microphotographie (fig 24) montre une coupe en contenant plusieurs foyers.

D'après la nomenclature de Dantschakoff et me basant sur leur mode d'apparition et leur rôle probable, je serai assez tenté de les faire rentrer dans la catégorie des « histiopen Wanderzellen », tout en reconnaissant la fragilité de mon diagnostic.

Embryon de 13 jours. — Longueur totale de l'ébauche génitale : 2750 μ.

La zone médullaire n'est guère modifiée : l'extension du système des lacunes et l'envahissement leucocytaire sont devenus plus intenses, sans que l'aspect général ait varié.

Nous ne constatons pas d'hypertrophie cellulaire des cordons médullaires, comme il en existe une, très nette, chez le chat (Winiwarter et Sainmont).

Cependant, si nous nous arrêtons à la description de l'ovaire de cet âge, c'est qu'il correspond, pour la plupart des cordons médullaires, à une phase caractéristique de leur évolution. Cette phase se marque par l'accumulation, à leur intérieur, de granulations graisseuses que révèlent les coupes traitées par les liqueurs osmiques.

Il est à remarquer que seuls sont chargés de graisse les cordons médullaires creusés d'une cavité dont les cellules ont, de ce chef, subi un aplatissement notable. Cette accumulation de graisse se présente dans des éléments qui vont subir une différenciation ultérieure plus ou moins accusée : la différenciation en oocytes médullaires, suivie d'une dégénérescence totale.

Il est difficile d'établir avec lequel de ces deux processus contradictoires l'accumulation graisseuse est en relation, attendu qu'ils débutent presqu'en même temps. Pourtant, l'absence de graisse dans la portion périphérique des cordons où n'apparaissent jamais d'oocytes, mais qui dégénère cependant aussi, ainsi que les faits connus chez d'autres espèces où les deux périodes sont mieux séparées, nous font croire qu'il existe une relation entre la présence de la graisse et la différenciation des oocytes. Ce ne serait que deux manifestations d'un processus évolutif des cordons épithéliaux, processus dont l'apparition de l'oocyte serait le terme.

Nous arrivons, avec cet embryon, au terme de la seconde période de l'évolution des cordons médullaires que, avec von Winiwarter et Sainmont, nous avons appelée phase d'hypertrophie ou, plus exactement chez le poulet, phase d'accroissement. Il suffit d'examiner les quatre dessins qui, schématiquement, représentent des coupes transversales d'ébauches ovariques du 8e au 15e jour de l'incubation pour constater que, durant la phase d'accroissement, c'est à dire en moins de 8 jours, la zone médullaire a presque quintuplé de volume. (V. fig. 17 à 20.)

Si nous réunissons à cette période celle de la formation des cordons médullaires, nous les désignerons sous le terme général d'*évolution progressive* qui sera en opposition avec la *période régressive* qui aboutit à leur disparition ; nous devons admettre cependant que la limite entre ces deux périodes est bien difficile à établir.

En effet, s'il est bien certain qu'après le stade de 15 jours les cordons médullaires n'augmentent plus de volume, on ne peut dire qu'ils sont arrivés au terme de leur évolution ; un grand nombre de leurs éléments constitutifs vont continuer à se différencier, les uns, ceux de la portion centrale, en oocytes médullaires, les autres, surtout ceux de la portion périphérique, en cellules interstitielles.

Or, les oocytes médullaires sont, chez les oiseaux, frappés très tôt de dégénérescence : ils ne s'accroissent pas comme le feraient les oocytes corticaux et comme le font d'ailleurs les oocytes médullaires de beaucoup de mammifères. Ce manque d'accroissement, qui est le résultat de l'apparition précoce des phénomènes dégénératifs, explique pourquoi la période d'hypertrophie est plus courte.

Nous serions donc tenté d'appeler période de différenciation cellulaire celle qui, au cours de l'évolution des cordons médullaires, se caractérise par l'apparition des oocytes médullaires et du tissu interstitiel. Cependant, il faut bien avouer qu'elle serait bien difficile à limiter étant donné qu'à partir de ce stade, les phénomènes progressifs de différenciations cellulaires vont se développer concommitament aux phénomènes régressifs de dégénérescence. Ils semblent, jusqu'à la fin de la période d'incubation, lutter les uns contre les autres jusqu'à prédominance des phénomènes dégénératifs, conduisant à la disparition complète des cordons médullaires et de leurs oocytes.

En résumé, nous conserverons donc cette division en période progressive et période régressive, en remarquant qu'il est impossible de désigner une limite séparative nette, à ces deux périodes, chez le poulet.

Cela dit, nous continuons la description de nos embryons, mais au lieu de suivre l'ordre chronologique, nous étudierons, en chapitres distincts, les différents processus ; nous ferons donc l'étude :

1°) Des oocytes médullaires ;
2°) Des phénomènes dégénératifs ;
3°) Du tissu interstitiel.

1°) *Les ovocytes médullaires.* — Au cours de nos descriptions d'ovaires moins âgés, nous avons, à plusieurs reprises, eu l'occasion de signaler l'existence de cellules volumineuses que, pour des raisons signalées plus loin, nous avons appelées gonocytes primaires. Ces gonocytes se trouvent seulement dans la portion basilaire de la zone médullaire ; ils ne se divisent qu'exceptionnellement après le 9e jour de l'incubation.

Or, à partir du 15e jour, le nombre des gonocytes s'accroit notablement dans la région creusée de lacunes. Puisque les cellules préexistantes ne se divisent pas, comment expliquer cette augmentation ? Par une néoformation aux dépens des cellules indifférentes. Cette néoformation ne présente évidemment rien d'étonnant : c'est là un fait connu chez les mammifères, où les gonocytes atteignent un grand développement et s'entourent d'un épithélium folliculaire. On trouve d'ailleurs aisément les stades intermédiaires entre les noyaux des cellules indifférentes et les noyaux des oocytes bien formés.

Nous reconnaissons donc une double origine aux gonocytes médullaires. Sans insister actuellement sur cette dualité, nous poursuivons l'étude de ces éléments qu'il nous a été impossible de distinguer les uns des autres.

Voici, en quelques mots, quelle sera leur évolution :

Simples cellules volumineuses à caractères peu définis au début, elles vont bientôt se caractériser nettement comme cellules sexuelles. Leur noyau va subir les transformations caractéristiques des prophases de la première division de maturation. Ces modifications, il les présente d'une façon assez lente — j'allais dire hésitante — et tôt ou tard, la cellule sera frappée de dégénérescence, pour être finalement résorbée.

Les oocytes médullaires sont rarement isolés ; le plus souvent, ils forment des groupes de 5 à 6 cellules où se distinguent,

surtout à la périphérie, quelques noyaux de cellules indifférentes. Souvent aussi, les oocytes se trouvent à l'intérieur des cavités médullaires, soit isolément, soit par amas et c'est là surtout que s'observent les figures de dégénérescence.

Si l'on fait un examen cytologique de ces oocytes, on note les caractères suivants : le cytoplasme assez foncé présente une zone en croissant plus sombre dans la portion voisine du noyau ; elle correspond à la zone vitellogène (croissant de mitochondries et centrosome) ; le noyau présente différents aspects suivant l'âge de la cellule; au stade de 15 jours, le type prédominant se caractérise comme suit : une forme arrondie, un aspect clair, une membrane nucléaire fine, mais bien visible ; au centre, un amas chromatique anfractueux entourant le nucléole; de cet amas, partent de fins filaments achromatiques sur lesquels sont disséminées de rares granulations chromatiques : celles-ci sont plus nombreuses sous la membrane nucléaire où elles forment une couronne ininterrompue de petits grains vivement colorés. Ces cellules ne se divisent pas ; ce sont des oocytes au début de la période d'accroissement, analogues à ceux désignés par d'HOLLANDER comme le type b et, d'après la terminologie de VON WINIWARTER, analogues aux oocytes à noyau deutobroque ; cependant, ces types deutobroques se caractérisent par un réticulum achromatique net et par leur pauvreté en chromatine, d'où leur aspect clair. (V. fig. 16).

Ce n'est que plus tard, au moment de l'éclosion et dans les jours suivants, qu'apparaissent les autres formes nucléaires : leptotènes, synaptènes et pachytènes [1]. Elles se montrent en nombre moindre que les deutobroques des stades plus jeunes,ce qui s'explique facilement par l'intensité des phénomènes dégénératifs dont elles sont le siège. Il nous semble inutile de décrire en détail ces types nucléaires,

---

(*) Nous adoptons la terminologie de von WINIWARTER, aujourd'hui fort employée, sans prendre position en ce qui concerne les interprétations de ces types, dont certains — principalement le synaptène — sont encore discutés.

disons seulement que leur évolution est moins typique que celle des oocytes corticaux.

Jamais un oocyte médullaire ne dépasse le stade pachytène ; au stade de 14 jours, ils ont tous disparu et cette disparition est trop précoce pour qu'ils aient pu s'entourer d'un épithélium folliculaire ou commencer de s'accroître.

2°) *Phénomènes dégénératifs des cordons médullaires.* — Sauf ceux qui ont subi la transformation interstitielle, tous les cordons médullaires, avec ou sans oocytes, dégénèrent.

Nous avons signalé, comme premier signe de cette dégénérescence, l'apparition de la cavité médullaire : tout cordon médullaire frappé de dégénérescence, se creuse au préalable ; c'est ainsi que le système lacunaire finit par arriver près de la zone corticale de l'ovaire, effaçant notre division conventionnelle de la zone médullaire en portion basilaire et portion périphérique. (V. fig. 20 et 23).

Nous avons admis, en outre, l'intervention de certaines formes leucocytaires, mais nous n'avons pu préciser le mode d'action de celles-ci : jouent-elles le rôle de phagocytes ou bien, comme il est plus probable, contribuent-elles simplement à désintégrer les masses épithéliales compactes des cordons médullaires par leur seule présence, en laissant diffuser des substances nocives pour les tissus ambiants.

A la fin de la période d'incubation, les cordons en dégénérescence deviennent plus nombreux, les portions voisines du hile se résorbent et les lacunes bien turgescentes dans les embryons plus jeunes s'affaisent, de telle sorte que la saillie de l'ovaire est moins forte sur la paroi postérieure du tronc auquel il est accolé. La résorption se propage de la zone du hile vers la périphérie et elle ne respecte, dans la zone médullaire, que le tissu interstitiel et encore ne le fait-elle qu'incomplètement.

Nous avons comparé, au début de ce chapitre, la zone du hile à un réseau à larges mailles ; actuellement, ces mailles sont moins régulièrement limitées. Les travées sont d'épaisseur variable, l'épithélium qui les tapisse et qui n'est que

le restant des cordons médullaires est très aplati ; ses cellules ne se limitent pas facilement du tissu conjonctif sous-jacent ; elles sont devenues plus petites et plus denses, leur noyau est réfringent et très chromophile.

Les adhérences des cellules entre-elles sont devenues très lâches, de sorte que ces cellules se détachent, soit isolément, soit par groupes, de la travée conjonctive qui les supportait et tombent librement dans la cavité des lacunes.

Elles n'y persistent pas longtemps comme telles : par les méthodes histologiques ordinaires, on révèle un aspect vacuolé de leur cytoplasme, dû en réalité à la présence d'innombrables gouttelettes graisseuses qui se dissolvent facilement dans le xylol et les essences. Elles subissent une rapide dégénérescence graisseuse ; leurs limites deviennent vagues : on ne voit bientôt plus, dans les lacunes, que des débris de cellules et quelques leucocytes ; le tout finit par se transformer en une masse colloïdale, colorée en lie de vin par la triple coloration, masse qui se résorbe dans la suite.

Les cellules sexuelles participent au même processus : elles tombent aussi dans l'intérieur des lacunes mais, plus résistantes, elles peuvent y poursuivre leur évolution.

La mort les frappera cependant tôt ou tard et elles présentent un aspect variable suivant le moment où elles sont frappées : tantôt, on observe des noyaux géants dont la chromatine se colore à peine ; tantôt, on observe des figures typiques de karyorexis ; tantôt enfin, des formes qu'il semble difficile de ramener à des types bien déterminés et dont la description détaillée serait fastidieuse et inutile : de telles figures se retrouvent d'ailleurs dans tous les ovaires.

Ajoutons enfin que la résorption des éléments dégénérés doit se faire par la voie lymphatique, mais qu'elle peut se faire aussi directement par la voie sanguine : le processus destructif a érodé de nombreuses parois vasculaires, de telle sorte que la cavité lacunaire communique directement avec

la cavité sanguine ; ainsi le produit de résolution des cordons médullaires passe directement dans le sang. Un fait nous fait admettre cette manière de voir : on peut retrouver à l'intérieur de la lumière des veines ramenant le sang du hile de l'ovaire, des oocytes en parfait état de conservation ; bien plus encore, nous en avons trouvé dans le sang qui provenait d'une hémorrhagie opératoire de la veine cave près de son abouchement dans le cœur ! Nous ignorons combien de temps ces oocytes peuvent continuer à vivre dans le milieu sanguin ; toujours est-il que leur présence dans le sang circulant étonne l'observateur non prévenu.

3°) *Le tissu interstitiel.* — Déjà, dans l'ovaire d'embryons du 12e et du 13e jour, on trouve de rares cellules polygonales, claires, bien limitées dans la portion périphérique de la zone médullaire ; à ces jeunes stades, elles passent facilement inaperçues. Bientôt elles deviennent plus nombreuses et plus nettes ; on est vite frappé de leur analogie avec les cellules interstitielles de l'ovaire des mammifères.

Nous donnerons une description détaillée du tissu interstitiel d'après l'ovaire d'un embryon du 18e jour, fixé au Flemming et coloré à la triple coloration, particulièrement favorable à son étude.

L'examen d'une coupe d'ovaire montre, à un faible grossissement, des cordons cellulaires clairs. Les uns ont une forme assez allongée et se trouvent dans la portion périphérique, assez réduite à ce stade, de la zone médullaire ; ils se distinguent facilement des cordons médullaires pleins plus sombres qui ont, comme eux, une direction radiée assez nette ; d'autres amas circulaires se trouvent plus près de la zone du hile de l'ovaire. (V. fig. 25).

Chacun de ces amas est toujours bien limité par une membrane propre et généralement entouré d'une mince gaine de cellules conjonctives.

Il est composé d'un nombre variable de cellules à contours nets, dont la disposition rayonnée rappelle celle des cellules des cordons médullaires pleins.

Un examen plus attentif de la cellule interstitielle montre un noyau circulaire contenant des granulations safranophiles dont deux ou trois généralement assez volumineuses qui en imposent pour des nucléoles ; un cytoplasme alvéolaire très caractéristique qui donne à la cellule son aspect clair. (V. fig. 35).

Cette description se rapproche, on le voit, de celle de nombreuses cellules interstitielles de l'ovaire des mammifères et particulièrement de ce que SAINMONT a appelé la « cellule interstitielle adulte ».

Ajoutons que, si la grande majorité des cordons interstitiels présente la structure décrite, il n'est pas rare de voir au milieu des cellules interstitielles une ou plusieurs cellules sexuelles. Ceci ne se voit que dans les cordons les plus rapprochés du hile, toute la région médullaire périphérique étant dépourvue de gonocytes (v. fig. 35).

On voit aussi des amas interstitiels infiltrés de leucocytes, ces figures semblent se rapporter à des phénomènes dégénératifs ; les rares cordons interstitiels qui dégénèrent sont toujours voisins du hile : on retrouve leurs débris dans les cavités médullaires.

Une question naturelle se pose : aux dépens de quels éléments de l'ovaire, s'est constitué ce tissu interstitiel ? On admet généralement aujourd'hui qu'il provient d'une différenciation du stroma conjonctif ; dans certaines espèces, d'ailleurs, ce fait est indiscutable. Il n'en est pas cependant ainsi pour les cellules que nous venons de décrire : elles dérivent des cordons médullaires. Nous basons notre opinion sur l'existence de figures de transition entre cordons médullaires pleins et cordons interstitiels sur une similitude de volume, de forme et de répartition de ces deux éléments.

D'autres arguments, d'ordre négatif, nous persuadent de l'exactitude de l'interprétation de nos images : ils sont basés sur l'absence complète d'images nous permettant de reconnaître au tissu interstitiel, décrit une origine conjonctive : ni figure de transition entre deux éléments pourtant bien

différents, ni mitose localisée en un point des travées conjonctives dont la nécessité serait pourtant rendue évidente par la rareté des cellules constituant ces travées ; ni accroissement considérable de volume de la portion périphérique de la zone médullaire, accroissement qui serait cependant la conséquence inévitable de l'hypertrophie des cellules conjonctives. Enfin, un dernier point, comment expliquer l'existenée d'une gaine conjonctive périphérique, dont l'épaisseur correspond exactement à celle des travées conjonctives ordinaires, si le matériel de ces travées a déjà été employé à la formation des cellules qu'elle entoure ?

Nous ne nous sommes occupé jusqu'ici que d'une seule forme de tissu interstitiel, la plus répandue ; il y en a une autre qui diffère à la fois par ses caractères histologiques, sa localisation et son origine.

Le même embryon du 18e jour va nous permettre de la décrire. Si sur une coupe d'ovaire, on suit du regard la limite de séparation entre la zone corticale et la zone médullaire, on voit 3 à 4 groupes de cellules chargées de graisses, appliqués contre l'extrémité libre et convexe des cordons corticaux.

Nous pensons qu'il s'agit là d'une seconde forme de cellule interstitielle. Le corps cellulaire est fusiforme, mal limité généralement ; cependant les groupes bien constitués s'entourent, dans leur ensemble, d'une membrane propre. Le noyau, souvent arrondi, est parfois allongé comme celui d'une cellule conjonctive. La chromatine fixe fortement la safranine. Le cytoplasme, fortement teinté par l'orange, donne à cette catégorie d'éléments un aspect foncé fort caractéristique ; il se distingue, en outre, par la présence de nombreuses sphères graisseuses, de volume variable, dont les dimensions peuvent dépasser celles du noyau cellulaire. (V. fig. 36).

L'origine de ces cellules, faciles à distinguer des premières décrites, est aisée à établir ; ce sont des cellules mésenchymatiques qui se sont chargées de graisse et dont le noyau et le cytoplasme sont devenus plus globuleux ; les images de transition entre les deux extrêmes s'observent facilement.

Nous reconnaissons donc, fait non encore signalé, des cellules interstitielles, dans l'ovaire des oiseaux, bien avant l'éclosion ; en second lieu, nous distinguons deux types de cellules interstitielles qui diffèrent entre eux par leur caractère cytologique, leur localisation et leur origine : l'un, disséminé dans toute la zone médullaire est d'origine épithéliale, l'autre, pouvant être rattaché à la zone corticale, est de nature mésenchymatique

---

Avant de continuer la description du tissu interstitiel des ovaires plus âgés, il nous semble que nous devons d'abord décrire la structure générale de la zone médullaire de ces ovaires, lorsque, par suite de la disparition des cordons médullaires, les amas interstitiels en constituent les seuls éléments nobles.

Notons d'abord que, à cause de l'accroissement du volume des oocytes corticaux, la zone médullaire est plus réduite. Elle mérite actuellement le nom de *zone vasculaire* : le tissu conjonctif qui constituait les travées interépithéliales a proliféré de façon à devenir très abondant ; il est le support de nombreux vaisseaux sanguins et lymphatiques qui servent à la nutrition des éléments corticaux. En outre, on distingue dans la région du hile des fentes plus ou moins larges qui sont les restes des anciennes lacunes épithéliales. (V. fig. 21).

Enfin, dans la portion périphérique de la zone médullaire sont disséminés les cordons de cellules interstitielles, dont nous poursuivons maintenant la description.

Primitivement bien isolés dans la zone médullaire de l'ovaire, les amas interstitiels vont passer maintenant entre les oocytes corticaux et constituer la thèque interne de ceux-ci. Cette modification, dans les rapports anatomiques des éléments de l'ovaire, s'explique facilement par l'accroissement des oocytes corticaux.

On parvient encore, dans le premier mois qui suit l'éclosion, à distinguer les deux types de cellules interstitielles ; nous

n'avons pu le faire dans la suite, soit que les cellules interstitielles se ramènent toutes au même type (type à contours nets, forme polygonale et cytoplasme alvéolaire), soit que les méthodes de coloration employées pour nos ovaires les plus âgés (liquides de Zenker, de Bouin et sublimé) n'aient pu nous les faire distinguer.

Il persiste un assez grand nombre d'amas interstitiels dans le stroma de la zone vasculaire ; ils ont été vus et bien décrits par SONNENBRODT (p. 421).

Comme cet auteur, j'ai constaté un accroissement du tissu interstitiel, durant les premiers mois de la vie du poussin. Il y a très probablement néoformation de cellules interstitielles aux dépens des cellules conjonctives du stroma, car les divisions des cellules préexistantes ne sont pas fréquentes. On peut constater en outre, comme le dit SONNENBRODT, que les cellules s'hypertrophient en même temps qu'elles se multiplient.

Ajoutons, pour terminer cette description du tissu interstitiel de l'ovaire de la poule, l'observation suivante de SONNENBRODT que l'âge de nos exemplaires ne nous a pas permis de vérifier : « In späteren Alter der Hühner, verlieren sie (les cordons interstitiels) sich mehr und mehr und, soweit sie noch vorhanden sind, fallen sie dann weniger auf, da ihr Zelleib seine charakteristischen Merkmale einbürst. Sie machen dann oft nur den Eindruck besonders gut genährter Bindegewebszellen », (p. 421).

Discussion bibliographique.

Bien qu'un grand nombre d'auteurs aient décrit, chez divers Amniotes, les Genitalstränge ou cordons médullaires, peu de travaux en constituent des études systématiques.

La plupart de ceux qui s'occupaient du développement de l'ovaire ont cherché à élucider la façon dont les principaux éléments se constituaient mais, ceux-ci formés, ils n'en ont pas poursuivi l'étude. Celle-ci devait cependant, nous semble-

t-il, être utile au point de vue des connaissances de la valeur morphologique des organes étudiés.

Récemment, cette étude a été faite chez un mammifère, le chat, par von Winiwarter et Sainmont ; ce travail faisait suite à une étude des premiers stades de l'ébauche génitale publiée en 1905 par Sainmont.

Ces recherches furent fécondes en résultats ; je n'envisagerai, pour le moment, dans ce travail que ce qui concerne l'évolution des cordons médullaires.

Trois périodes doivent, d'après ces auteurs, être distinguées dans l'évolution des cordons médullaires du chat.

1°) Une période pendant laquelle ils se constituent. Ce processus est caractéristique de la période d'indifférence sexuelle et se termine avec elle.

2°) Une période d'accroissement pendant laquelle les cordons médullaires augmentent de volume. Cette période est très longue; débutant au commencement de la différenciation sexuelle, elle s'étend jusqu'à la cinquième semaine après la naissance.

L'accroissement des cordons est dû à la fois à une prolifération et à une hypertrophie des cellules constitutives.

Plusieurs modifications histologiques se présentent : accumulation de graisse dans les cellules, suivie d'une différenciation, dans un grand nombre de cordons, d'oocytes médullaires aux dépens des cellules épithéliales ordinaires.

Cette apparition des oocytes médullaires semble être sous la dépendance d'une augmentation du nombre des cellules interstitielles au sein du stroma conjonctif.

La plupart des cordons à ovules se transforment en follicules destinés à s'accroître ultérieurement.

3°) Une troisième période est caractérisée par l'involution de toute la zone médullaire. Les phénomènes dégénératifs se manifestent en premier lieu dans le tissu interstitiel, puis s'étendent aux formations épithéliales; ils sont différents suivant qu'ils frappent des cordons médullaires avec ou sans

ovules. Cette dernière période se termine, chez le chat, vers la neuvième semaine qui suit la naissance, il ne reste, à ce stade, plus trace des cordons médullaires embryonnaires.

Si on compare l'évolution de ces formations chez le chat et chez le poulet, telle que nous l'avons décrite, on peut s'assurer que, dans les grandes lignes, elle est la même.

Cependant, comme nous l'avons dit dans la partie descriptive de ce chapitre, nous n'avons pu nettement distinguer trois périodes successives bien tranchées. En effet, les phénoménes dégénératifs caractéristiques de la troisième période, apparaissent déjà avant que les cordons médullaires n'aient atteint leur complet développement et il semble qu'on assiste, pendant un temps assez long, à une lutte entre un processus évolutif et un processus régressif, ce dernier devant finir par l'emporter.

Le développement général de l'ovaire, beaucoup plus rapide chez le poulet que chez le chat, devait nécessairement rendre ces différentes périodes moins apparentes.

Ces considérations sur l'évolution générale des cordons médullaires faites, nous envisagerons maintenant plus spécialement certains processus.

1°) *Système de lacunes.* — Il a, en général, été peu étudié. Déjà signalé par Bornhaupt, il a attiré l'attention de Janosik. Cet auteur constate une communication des lacunes avec les vaisseaux sanguins. Or, celle-ci n'existe qu'accidentellement et ne s'observe que dans la région du hile de l'ovaire chez les embryons près d'éclore. C'est à tort également que Janosik identifie ces formations avec les cordons médullaires creux de van Beneden qui, comme on le sait aujourd'hui, sont les tubes du rete.

Hoffmann, auquel nous sommes redevables de soigneuses recherches sur le développement de l'ovaire, a décrit la transformation des « cordons génitaux » en canaux creux chez des embryons de courlis où les canaux paraissent bien développés. Il fait remarquer avec raison (p. 26) que « ces cavités ne se prolongent pas dans la partie des cordons qui répond au rete testis des mâles ».

Notons encore que lorsque SONNENBRODT fit, en 1906, une étude soigneuse de l'ovogenèse de la poule, il décrivit la structure de l'ovaire à la naissance. Au cours de sa description, il signala dans la zone médullaire, près du rete, des fentes claires assez larges qu'il croit pouvoir identifier avec des canaux lymphatiques, erreur compréhensible, puisqu'il n'avait pu établir leur genèse.

En fait, que sont ces canaux creux ? On est, à première vue, tenté de les identifier avec les tubes séminifères du mâle ; mais hâtons-nous de dire qu'il n'en peut être ainsi. La lumière de ces derniers tubes, destinée à l'évacuation du sperme, exige une mise en communication avec la lumière des tubes urinaires wolffiens par l'intermédiaire des tubes du rete ; or, précisément, chez la femelle, les vésicules closes respectent absolument le rete. D'ailleurs, dans le testicule, ce n'est que beaucoup plus tard que les cordons cellulaires pleins se transforment en tubes séminifères.

Dans les autres groupes d'Amniotes, des formations semblables ont été décrites: chez les reptiles par BRAUN et HOFFMANN, mais c'est surtout chez les amphibiens qu'elles sont bien développées.

Chez les Anoures, elles constituent les poches ovariques (homologues du canal central des Urodèles) ; elles répondent à ce que KUSCHAKEWITSCH appelle les « sekundäre Genitalraüme » chez Rana esculenta. Ces cavités sont, chez les amphibiens, régulièrement disposées comme les cordons cellulaires où elles apparaissent. Nous ne sommes cependant pas convaincu de l'homologie de ces cavités avec les cavités médullaires des oiseaux, parce que les cordons cellulaires qu'elles occupent chez les amphibiens, répondent, contrairement à ce que pensent la plupart des auteurs, non aux cordons médullaires des Amniotes, mais bien aux connexions urogénitales.

Notons que, chez les oiseaux, les cavités médullaires envahissent tout un système de cordons cellulaires voués à la dégénérescence. Quelle que soit leur signification morphologique,

elles apparaissent comme un signe précurseur de cette dégénérescence ; c'est à leur intérieur que vont tomber les cellules qui constituaient leur paroi, ces cellules se liquéfieront et seront ainsi résorbées. La résorption de son contenu fait que l'ancienne vésicule turgescente se flétrit et finit par devenir semblable à une fente lymphatique du tissu conjonctif.

2°) *Surcharge graisseuse des cordons médullaires.* — Ce phénomène paraît bien correspondre à une phase constante de l'évolution des cordons médullaires.

En réalité, nous avons vu, chez le poulet, à différents moments de l'évolution de la glande sexuelle, une surcharge graisseuse de ses éléments : nous avons signalé déjà, au chapitre III, celle qui atteint certaines cellules faisant partie des connexions urogénitales.

Mais ce qui distingue l'apparition de la graisse dans les cordons médullaires, c'est sa constance : elle a été signalée aussi, chez le chat, par von Winiwarter et Sainmont et, chez le porc, par Allen. Elle précède toujours l'apparition d'ovocytes, dans les cordons médullaires.

Nous ne pouvons voir, dans cette simple accumulation de graisse, un signe de dégénérescence, au stade embryonnaire de 13 jours.

Loisel, étudiant les glandes génitales de différents oiseaux, admit, en se basant sur le même phénomène, leur rôle épurateur pendant la vie embryonnaire et leur attribua, après la naissance, une fonction analogue à celle du thymus, fonction s'exerçant par déversement des produits de sécrétion dans le torrent circulatoire.

Malgré tout l'intérêt de ces idées, qui nous semblent bien hardies, nous préférons la réserve de von Winiwarter et Sainmont et nous pensons comme eux que « cette surcharge graisseuse traduit une recrudescence passagère du métabolisme cellulaire ».

3°) *Les oocytes médullaires.* — Sous ce terme, nous désignons tous les oocytes qui se trouvent dans la région médullaire. Nous avons déjà dit qu'il n'y en avait pas dans la

partie périphérique de cette zone qui reste composée de cordons cellulaires pleins. C'est donc uniquement dans la portion avoisinant le hile et creusée de larges cavités que nous les trouvons ; mais dans cette région, ils sont très nombreux, surtout à la fin de l'incubation.

La littérature n'est pas riche en observations précises de ces oocytes chez les Sauropsides. Ils ont été vu cependant par différents auteurs, HOFFMANN les signale chez différentes espèces d'oiseaux. ALLEN les a vus dans les stades jeunes de l'ovaire de Chrysemis ; enfin GANFINI les signale chez des embryons de poulet du 12° et du 16° jour, en les appelant « œufs primordiaux » sans préciser leur origine ni leur sort ultérieur.

Chez les mammifères, au contraire, les oocytes médullaires ont été souvent observés et même diversement interprétés ; il s'y forme de véritables follicules médullaires. Parmi ceux les ayant décrits, citons les derniers travaux de COERT, VON WINIWARTER et SAINMONT, ALLEN chez le chat, le lapin et le porc.

POPOFF en a vu exceptionnellement dans l'ovaire de la taupe (fig. 13 de son mémoire). On admet aujourd'hui que l'épithélium folliculaire est formé par les cellules indifférentes des cordons médullaires.

Nous traiterons, au chapitre V, de ce qui concerne l'origine des ovules proprement dit. Nous voulons seulement insister dès maintenant sur certains caractères de leur évolution.

Ils sont, chez les oiseaux et peut-être aussi les reptiles, frappés très tôt de dégénérescence ; ils ne constituent jamais de véritables follicules et leur noyau ne dépasse jamais le stade pachytène ; peu d'oocytes même arrivent à ce stade.

L'évolution des oocytes médullaires est plus lente, fait signalé déjà par VON WINIWARTER et SAINMONT, que celle des oocytes corticaux. Il semble bien que, dès le début, chez les Sauropsides comme chez les mammifères, les ovules médullaires sont voués à la dégénérescence : seules de rares cellules

arrivent à un stade assez avancé des phases préparatoires à la réduction chromatique, aucune n'arrive à cette réduction et ne remplit la fonction de cellule sexuelle.

4°) *Dégénérescence des cordons médullaires.* — La plupart des auteurs, qui ont reconnu les cordons médullaires comme homologues des tubes séminifères du testicule, ont aussi reconnu leur existence éphémère. Citons, entre autres, Braun, Hoffmann et Allen, chez les reptiles ; Janosik et Hoffmann chez les oiseaux ; Coert, Allen, Skrobansky, Winiwarter et Sainmont et enfin Popoff, chez les mammifères.

Ce dernier auteur admet cependant la persistance de quelques cordons dans l'ovaire de la chienne et dans celui de la taupe où ils se transforment en tissu interstitiel.

Quant aux modifications histologiques caractéristiques des phénomènes dégénératifs, elles ont été très peu étudiées.

La seule espèce bien connue à cet égard est le chat, grâce aux recherches de von Winiwarter et Sainmont.

D'après ces auteurs, les cellules de la granuleuse folliculaire subissent une dégénérescence graisseuse. « Celles qui constituent les cordons sans ovules conservent leurs limites nettes mais diminuent de volume, tandis que leur protoplasme et leur noyau deviennent réfringents ; le cordon se rapetisse et se détache du tissu conjonctif qui l'entoure et finit par se résoudre en une masse colloïdale qui est rapidement résorbée. » (p. 64).

Nous citons ce passage, parce que cette description se rapporte en tous points aux modifications histologiques des petites cellules médullaires. Le poulet présente cependant des images un peu différentes en raison de l'existence des larges cavités, déjà signalées, dans lesquelles s'achève la liquéfaction cellulaire.

En outre, dans ce processus dégénératif, une part revient, pensons-nous, à l'envahissement leucocytaire.

Quelle est la cause provocatrice de ces phénomènes ? Nous avouons que nous l'ignorons. von Winiwarter et Sainmont

pensent qu'elle consiste en un « arrêt du rôle trophique du tissu interstitiel ».

Nous examinerons bientôt cette hypothèse du rôle trophique des cellules interstitielles, mais nous dirons dès maintenant que, chez le poulet, nous ne pouvons imputer les processus dégénératifs à la même cause. En effet, le tissu interstitiel, assez abondant à la fin de l'incubation, ne fait que s'accroître dans les premiers jours qui suivent l'éclosion, c'est à dire pendant toute la phase régressive des cordons médullaires.

5°) *Le tissu interstitiel.* — Nous ne ferons pas un nouvel exposé bibliographique des recherches faites sur le tissu interstitiel de l'ovaire ; nous renvoyons le lecteur, pour ce qui concerne l'ovaire des mammifères, aux travaux soignés de Sainmont, Ganfini, Van der Stricht.

On sait que, dans cette classe des vertébrés, les observations sont nombreuses : la glande interstitielle — terme adopté par Bouin et Limon — est un élément constant de l'ovaire ; cependant, son apparition est plus ou moins précoce et même Aimé a classé les ovaires des mammifères en se basant sur la présence ou l'absence d'une glande interstitielle pendant la vie intra- ou extrautérine.

Citons parmi les espèces dont l'ovaire embryonnaire possède des cellules interstitielles : le chat (Sainmont), le cheval (Bonnet et Aimé), le porc (Allen), la taupe (Popoff), le cobaye (Athias), l'homme (von Winiwarter).

Dans les autres classes de vertébrés, nos connaissances sur le tissu interstitiel sont fort réduites, non seulement pour l'embryon, mais aussi pour l'adulte.

Il paraît faire défaut chez les poissons, les amphibiens, sauf peut-être les urodèles où Ganfini a décrit des cellules chargées de graisse qu'il identifie aux cellules interstitielles. Notons cependant que Bouin et Kuschakewitsch ont admis que les corps graisseux de Rana — qui, morphologiquement, répondent à la partie antérieure de l'ébauche génitale — correspondaient probablement à la glande interstitielle des mammifères.

Dans l'ovaire adulte des reptiles (Lacerta, Zamenis et Emys), la glande interstitielle est assez développée et se présente sous forme de foyers cellulaires multiples et bien localisés (Ganfini, p. 386).

Chez les oiseaux, nos connaissances ne sont pas plus étendues. Signalées par Waldeyer et His, des cellules interstitielles ont été décrites par Sonnenbrodt et Ganfini. Nous avons déjà parlé des observations du premier auteur que nous avons d'ailleurs pu confirmer. Ganfini nous dit que le tissu interstitiel est peu développé chez les passereaux et le pigeon, mais qu'il est abondant dans l'ovaire de la poule et du jeune poussin. Chez une poulette de 4 mois, il distingue les amas folliculaires de la thèque interne et ceux qui occupent le stroma conjonctif de la zone médullaire ; il décrit, comme nous, deux espèces de cellules et affirme sans la prouver — conséquence de l'insuffisance de son matériel — leur origine épithéliale.

Ces indications bibliographiques montrent combien sont incomplètes nos connaissances du tissu interstitiel des vertébrés inférieurs ; nous pensons donc avoir fait œuvre utile en le décrivant soigneusement ,dès son apparition, chez le poulet.

Nous allons maintenant attirer notre attention sur plusieurs points relatifs au tissu interstitiel : 1°) La multiplicité des types cellulaires ; 2°) Son origine ; 3°) Son rôle physiologique.

1°) Nous avons montré déjà l'existence de deux types de cellules assez distincts qui n'ont pas de relation l'un avec l'autre, car ils sont d'origine différente. Mais certains auteurs ont décrit plusieurs types cellulaires qu'ils considèrent comme des stades successifs de l'évolution du même élément : parmi ces auteurs, nous citerons Bouin, Regaud et Dubreuil et surtout Sainmont. Il semble qu'il ne faut pas attacher trop d'importance à la valeur absolue des types cellulaires adoptés par ces auteurs, car ils varient notablement d'une espèce animale à l'autre ; mais un fait, contesté cependant par Limon,

paraît bien probable : la cellule interstitielle différenciée ne reste pas immuable, elle suit dans l'ovaire une évolution qui permet de distinguer 3 phases plus ou moins nettement tranchées : phase de formation, phase adulte et phase sénile.

Nos observations et celles de SONNENBRODT, qui a décrit l'aspect des cellules pendant la dernière phase de leur évolution, confirment cette opinion, surtout défendue par REGAUD et DUBREUIL et par SAINMONT.

2°) Beaucoup d'auteurs se sont prononcés sur la nature des cellules interstitielles : les uns leur reconnaissent une origine épithéliale : tels SCHULIN, HARZ, PALADINO, les autres les font dériver de cellules conjonctives, soit par transformation sur place des cellules du stroma conjonctif (SAINMONT, ALLEN) soit aux dépens d'éléments conjonctifs spéciaux, les cellules de la thèque des follicules atrésiques (LIMON, COHN). Récemment VAN DER STRICHT admit ces deux derniers modes de formation dans l'ovaire de la chauve-souris.

La nature conjonctive des cellules interstitielles est, avec raison croyons-nous, la plus généralement admise ; mais il nous semble qu'il ne faut pas être trop exclusif à cet égard.

Les observations récentes de POPOFF sur l'ovaire de la taupe leur confèrent une origine double ; alors qu'il s'en formait beaucoup aux dépens des cellules fixes du stroma conjonctif (comme le font aussi les cellules interstitielles du testicule), d'autres dérivaient de follicules de nature spéciale formés par les cordons médullaires et ne contenant presque jamais d'oocytes.

Nous signalons cette observation, parce qu'il faut rapprocher, à ce point de vue, l'ovaire du poulet de celui de la taupe. On se rappelle que nous aussi, nous avons admis une double origine des éléments interstitiels ; la forme la plus répandue, dans les premiers temps du moins, dérive aussi de cordons médullaires qui, dans la grande majorité des cas, ne renferment pas d'oocytes. Nous ne pensons pas d'ailleurs qu'il faille attacher trop d'importance à cette double origine au point de vue de la fonction des cellules intersti-

tielles, dont nous allons parler dans un instant. Rappelons seulement maintenant que Van der Stricht a montré, dans une étude histologique minutieuse du corps jaune et du tissu interstitiel, que ces deux organes glandulaires, dont l'un est en grande partie épithélial et l'autre exclusivement de nature conjonctive, « sont structurés d'après un type identique et fonctionnent de la même manière ».

Il est probable qu'il en est de même pour nos deux catégories de cellules interstitielles et qu'on peut leur attribuer aussi cette considération qui termine l'étude de Van der Stricht (p. 692) : seules « des recherches chimiques approfondies sont indispensables pour démontrer la différence qui doit exister dans la composition de deux produits (de sécrétion), propres à deux glandes endocrines différentes ».

3°) Une dernière question va nous arrêter, bien qu'elle paraisse plutôt être du domaine des recherches expérimentales que de celui de la morphologie purement descriptive.

Nous voulons parler du rôle du tissu interstitiel de l'ovaire. On sait qu'à la suite des belles recherches d'Ancel et de Bouin sur le tissu interstitiel, Limon désigna sous le terme de « glande interstitielle » de l'ovaire l'ensemble des cellules interstitielles, en lui attribuant une véritable fonction de glande à sécrétion interne. Cette opinion fut généralement admise; on chercha à préciser l'action générale sur l'économie de cette glande et à lui accorder un rôle prépondérant dans l'apparition des caractères sexuels secondaires et du sens génésique (Born, Fraenkel, Cohn, etc.) [1].

Cette opinion repose sur de nombreuses expériences dans le détail desquelles nous ne voulons pas entrer; nous ne pouvons d'ailleurs, en nous basant sur nos seules observations du tissu interstitiel dans le jeune ovaire de la poule, apporter de nouveaux arguments à l'appui de son exactitude.

---

[1] Je me suis servi pour cet exposé rapide de la question d'un article paru en 1911 dans le *Scapel* et dû à la plume de H. de Winiwarter.

Cependant la sécrétion interne du tissu interstitiel de l'ovaire n'est pas admise par tous les auteurs. Winiwarter et Sainmont attribuent à ce tissu une fonction toute différente : d'après eux, il exerce une action trophique vis à vis des éléments parenchymateux en voie de développement. L'étude du développement des éléments épithéliaux de l'ovaire (cordons corticaux, cordons médullaires et rete) et celle du développement du tissu interstitiel montre que, chez le chat, le tissu interstitiel et les formations épithéliales sont soumis à une influence réciproque. Il en serait de même, d'après von Winiwarter, dans l'ovaire humain.

Quelque soit l'intérêt de ces observations, nous ne pouvons nous prononcer sur l'exactitude de leur interprétation. Qu'il nous suffise de remarquer que, chez le poulet, où le tissu interstitiel apparaît et s'accroît pendant la période régressive des cordons médullaires, cette influence réciproque ne se manifeste guère.

Nous voyons très bien tout ce qu'ont d'incomplet ces considérations sur le rôle du tissu interstitiel ; nous préférons cependant rester dans une prudente réserve, les faits bien acquis n'étant pas suffisants pour permettre une conclusion précise.

La Zone corticale.

Evolution des cordons corticaux.

Nous serons très brefs dans cette partie de notre travail, car une description détaillée de l'évolution des tubes de Pflüger nous exposerait à des redites superflues.

Le point intéressant de ce chapitre réside surtout dans l'étude cytologique de l'oocyte cortical. Cette étude, qui a pour principal problème la façon dont celui-ci se prépare à la réduction chromatique, a été faite chez une foule d'espèces ; l'accord est loin d'être établi sur les détails de ce processus. Les divergences portant presqu'uniquement sur l'interpré-

tation d'images histologiques, nous ne voulons pas aborder ici cette étude, car la description des figures fournies par nos préparations du poulet n'ajouterait rien à celles données, par d'Hollander, pour les stades embryonnaires, par Sonnenbrodt, pour les stades ultérieurs.

Voici, en quelques mots, telle que nous la révèlent nos embryons, l'évolution des cordons corticaux.

Chez un embryon du 11e jour, l'épithélium germinatif donne naissance, pour la seconde fois, à des bourgeons cellulaires qui s'accroissent vers la profondeur. Ces bourgeons cellulaires envahissent la zone de tissu mésenchymatique lâche qui sépare, à ce stade, les cordons médullaires de l'épithélium qui leur a donné naissance, zone que nous avons appelée albuginée ovarique. Il résulte de cette prolifération, la formation d'une nouvelle zone de l'ovaire dont l'aspect clair attire l'attention, zone généralement appelée *couche parenchymateuse* ou *corticale* de l'ovaire. En réalité, il est à désirer que l'on abandonne le premier terme, entendu que ce mot « parenchyme », désignant généralement les éléments caractéristiques d'un organe, devrait s'attribuer également aux cordons médullaires, car ils sont, eux aussi, capables de donner naissance à des oocytes.

Le terme de zone corticale nécessite aussi une explication : nous ne pouvons la donner que lorsque l'on connaîtra l'évolution complète des cordons corticaux. Ils vont s'accroître jusque vers la fin de l'incubation, non par un nouvel apport de matériaux cellulaires, mais par hypertrophie de leurs éléments constitutifs. Ceux-ci sont de deux sortes :

1o) Des oocytes différenciés aux dépens des cellules indifférentes de l'épithélium germinatif qui, dès le 15e jour, entrent dans la période d'accroissement et qui, 4 jours après l'éclosion, s'entourent d'un épithélium folliculaire.

2o) Des cellules épithéliales indifférentes qui deviendront les cellules folliculeuses. (V. fig. 36).

Les oocytes qui s'entourent d'un épithélium folliculaire, donneront naissance aux œufs définitifs ; ils vont prendre

des dimensions considérables ; leur noyau subira des modifications d'aspect bien décrites par SONNENBRODT, dans le détail desquels il est inutile d'entrer.

Dans le cytoplasme, vont s'élaborer des gouttelettes de vitellus [1]; il est très probable que les chondriosomes jouent un rôle dans cette élaboration. Notons que les premiers œufs ne sont pondus par la poule qu'à l'âge de six mois ; le développement des œufs est donc assez lent. Il n'y a pas, chez les oiseaux, formation d'une cavité folliculaire ; les dimensions du follicule sont surtout déterminées par celles de l'ovule.

Si nous insistons sur cette formation des œufs définitifs aux dépens des oocytes corticaux, c'est parce que ce fait les distingue de ce qui se passe chez les mammifères. WINIWARTER et SAINMONT, en faisant une étude systématique de l'ovaire, ont montré l'existence éphémère des oocytes corticaux ; tous sont, chez le chat, frappés de dégénérescence, ils ont disparu chez un jeune chat de 3 ½ à 4 mois. Les ovules définitifs se forment aux dépens d'une nouvelle prolifération (la troisième) de l'épithélium germinatif que les deux auteurs liégeois appellent les « invaginations épithéliales » ; cette troisième prolifération n'existe pas chez le poulet.

Cette différence entre les oiseaux (et probablement tous les vertébrés inférieurs) et les mammifères fait que la zone corticale de l'ovaire du poulet ne correspond pas à la zone corticale définitive des mammifères ; elle répond à ce que VON WINIWARTER et SAINMONT ont appelé zone corticale primitive (cordons de seconde prolifération) dont l'existence est éphémère.

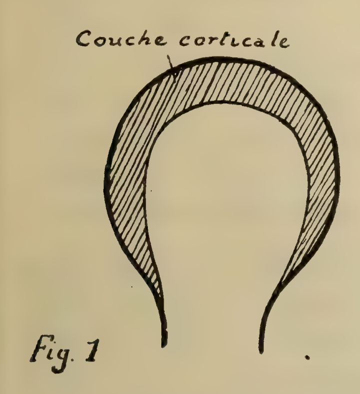
En réalité, nous observons aussi, chez le poulet, des signes de dégénérescence des cordons corticaux marqués par la

---

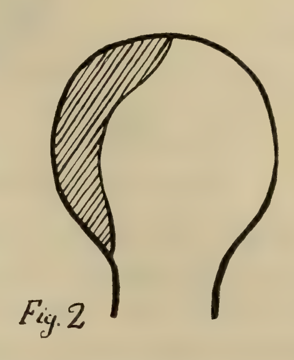
(1) Voir à ce sujet, le récent travail de VAN DURME, publié dans le fasc. I, du vol. 29, des *Archives de Biologie*.

karyorexis et la transformation graisseuse du cytoplasme. Cette dégénérescence atteint certains cordons dans leur totalité, mais seulement pendant la période d'incubation, c'est à dire avant que ne soient constitués les follicules.

La grande majorité des cordons corticaux persiste ; il est probable que le début de dégénérescence que nous constatons n'est qu'un acheminement vers la dégénérescence complète qui s'observe chez les mammifères.



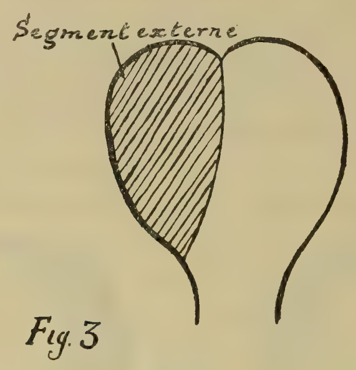
Diposition normale du poulet.
(embryon)



Disposition anormale du poulet.
(embryon)

Un fait doit encore être signalé : chez certains embryons nous avons vu que la couche corticale n'entoure pas complètement la zone médullaire (v. fig. 21). Alors qu'en général, les deux extrémités du fer à cheval qu'elle forme atteignent les deux côtés du hile (v. fig. 1 du texte), il peut arriver que ce fer à cheval soit incomplet. La figure schématique ci-contre (fig. 2 du texte) fera comprendre cette disposition. Cette anomalie peut sembler banale, nous y insistons cependant, parce que chez certains mammifères, notamment la taupe, une telle disposition se constate aussi mais à un degré plus accentué. L'ovaire de la taupe est constitué de deux portions (fig. 3 du texte) : une seule est ovigère et correspond au pourtour où se sont formés les cordons corticaux, l'autre est constitué par les cordons médullaires dont la plupart se transforment en cellules interstitielles (Popoff).

Il nous semble qu'il n'est pas sans intérêt de rapprocher une anomalie d'organe survenue chez un oiseau d'une disposition spéciale, devenue fixe, chez un mammifère.



Disposition normale dans l'ovaire de la Taupe adulte.

Nous terminerons par cette considération nos observations sur la zone corticale ; ce travail n'étant pas une monographie, mais l'exposé de recherches personnelles, il nous a semblé inutile de refaire les descriptions soignées que nous devons à nos prédécesseurs (d'Hollander et Sonnenbrodt).

Résumé du Chapitre IV.

1°) A partir du stade embryonnaire de 11 jours, il y a lieu de distinguer dans l'ébauche ovarique du poulet deux zones : 1) la zone médullaire constituée en majeure partie par les cordons épithéliaux de première prolifération ; 2) la zone corticale résultant d'une seconde prolifération de l'épithélium germinatif.

2°) Chez le poulet, comme chez les mammifères, les cordons médullaires sont des formations éphémères. Ils disparaissent peu de jours après l'éclosion, le poussin de 14 jours n'en montre plus de trace.

3°) Il faut distinguer dans l'évolution des cordons médullaires deux périodes, l'une évolutive, l'autre régressive ; la séparation entre les deux n'est cependant pas nette : le

processus évolutif se poursuit sous forme de différenciation cellulaire, concomitament aux premiers phénomènes dégénératifs, il paraît y avoir lutte entre les deux processus, lutte qui se termine toujours par la prédominance de la régression.

4°) L'ovaire des oiseaux se caractérise par l'apparition, au sein des cordons médullaires, d'un système de cavités closes sans communication avec les vaisseaux sanguins ni les canalicules urinaires. Ces cavités médullaires jouent un rôle dans le processus de dégénérescence, dont elles sont le premier signe.

5°) Un rôle important doit être attribué, dans le processus dégénératif, à des éléments leucocytaires d'origine mésenchymatique qui forment de véritables foyers dans la zone médullaire qu'ils ont pénétrée. Ces leucocytes paraissent être les « histiopen Wanderzellen » de DANTSCHAKOFF.

6°) Les oocytes médullaires, très nombreux à la fin de l'incubation, ont une existence très courte ; leur noyau ne dépasse jamais le stade pachytène ; ils ne s'entourent jamais d'un épithélium folliculaire.

7°) Les cordons médullaires subissent une dégénérescence graisseuse qui se marque surtout lorsque les cellules constitutives sont désagrégées et tombées dans les cavités médullaires, où elles subissent la liquéfaction et la résorption. Les gonocytes plus résistants peuvent, par suite de communication des cavités avec les vaisseaux sanguins, être entraînés dans le torrent circulatoire.

8°) Le tissu interstitiel apparaît dès le 12e jour d'incubation dans l'ovaire du poulet; il est représenté par deux types cellulaires qui diffèrent par leur aspect, leur siège et leur origine ; il n'y a pas lieu de distinguer, pour la cause, des différences dans leur fonctionnement.

La cellule interstitielle subit, dans l'ovaire, une évolution analogue à celle décrite chez les mammifères.

Le rôle trophique du tissu interstitiel vis à vis des organes épithéliaux n'est pas manifeste chez le poulet.

9°) Une phase constante de l'évolution des cordons médullaires consiste en l'accumulation, à leur intérieur, de gouttelettes graisseuses ; cette apparition précède la différenciation des oocytes médullaires et semble être l'indice d'une recrudescence passagère du métabolisme cellulaire.

10°) Les cordons de seconde prolifération ou cordons corticaux entrent dans la constitution de la zone corticale de l'ovaire. C'est aux dépens de leurs éléments que se forment les ovules définitifs. Ceux-ci sont de grandes dimensions comme chez tous les animaux à œufs méroblastiques ; ils sont directement entourés par l'épithélium folliculaire ; il n'y a pas de cavité folliculaire.

La première zone corticale formée répond donc à la zone corticale primitive des mammifères ; il n'y a pas, chez les oiseaux, de troisième prolifération de l'épithélium germinatif.

11°) Un petit nombre de cordons corticaux dégénèrent et ce processus semble être un acheminement vers la régression complète de ces organes chez les mammifères (chat).

12°) Dans certains cas exceptionnels, la zone corticale n'entoure pas complètement la zone médullaire ; il faut rapprocher cette disposition d'une disposition devenue fixe dans l'ovaire de la taupe.

CHAPITRE V.

Les Gonocytes primaires.
L'origine des cellules sexuelles dans l'ovaire.

Introduction.

Dans son célèbre ouvrage « Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung », Weismann distingua nettement les cellules somatiques mortelles des cellules germinatives immortelles.

Les idées théoriques, qui lui firent admettre cette distinction, sont trop connues pour devoir être rappelées ici.

Il est à noter que Nussbaum (1) (1880), observant l'apparition précoce de cellules sexuelles au cours de l'ontogenèse, avait également établi cette distinction. Pour lui, tout métazoaire ou métaphyte constitue un être double « in welchen die Geschlechtszellen allein die Kontinuitätzkette mit den Ahnen herstellen und für die Zukunft aufrecht erhalten, während den einzelnen Kettengliedern die Leiber der Individuen gleichsam aufgepfroft sind » (Waldeyer, p. 404).

De ces idées théoriques se dégage cette conception qui, dans certains cas, paraît bien répondre à la réalité des faits; je veux parler de la « *Keimbahn* » ou *lignée germinative.*

Sous ces termes, on entend ces lignées de générations cellulaires, morphologiquement reconnaissables, qui rattachent les cellules sexuelles aux blastomères.

Un exemple célèbre d'une telle Keimbahn a été décrit, il y a longtemps déjà, par Boveri, chez l'Ascaris. On sait

---

(1) En réalité, Goette développa une opinion identique en 1875 ; son travail, cité par Beard, a passé presque inaperçu.

que chez cette espèce, on reconnait lors de la 5e division de segmentation, la cellule ancestrale de toutes les cellules sexuelles de l'individu. Chacune des 4 cellules antérieures s'était divisée en une cellule somatique et une cellule sexuelle ancestrale. Ces dernières se distinguaient par une disposition spéciale de la chromatine nucléaire.

Cette découverte de Boveri suscita beaucoup d'autres recherches, mais on ne trouva plus d'exemple aussi curieux.

Il faut rappeler cependant à ce propos les observations de Haecker, chez le Cyclops, et celles de Hegner, chez certains chrysomélides, qui signalent des cellules sexuelles primordiales dans les premiers stades de la segmentation.

L'existence d'une lignée germinative fut contestée par Fick dans le règne végétal. Buchner dit qu'on n'est pas parvenu à en montrer une chez les Echinodermes, les Annélides et les Mollusques.

Cependant un grand nombre de travaux, portant surtout sur les vertébrés supérieurs, ont signalé des cellules sexuelles tout au début de l'ontogenèse. Un des derniers auteurs qui fit des recherches dans ce sens admit, chez le cobaye, l'existence d'une lignée germinative dont les grandes lignes sont bien comparables à celle de l'Ascaris (Rubaschkin).

En réalité, les idées théoriques qui établissaient une distinction radicale entre cellules somatiques et cellules sexuelles ont été fort combattues dans ces vingt dernières années (O. Hertwig).

Certaines observations semblent devoir les faire rejeter. Citons celle de Child qui vit, chez un ver, les cellules séminales se différencier aux dépens de cellules musculaires bien formées.

La grande majorité des auteurs qui ont étudié le développement des glandes génitales ont vu les cellules sexuelles définitives dériver des éléments somatiques de l'épithélium cœlomique, ayant ainsi une origine commune avec les cellules folliculaires. On sait que, depuis longtemps, la partie spé-

ciale de cet épithélium qui est le siège de cette formation, a reçu le nom d'épithélium germinatif (WALDEYER 1870).

Cette dernière origine est, dans certains cas, si nette que FELIX, résumant l'état de la question est arrivé à admettre deux origines différentes aux cellules sexuelles :

1°) Les *cellules sexuelles primaires* qui se montrent avant l'apparition de l'ébauche génitale et dérivent probablement des blastomères.

2°) Les *cellules sexuelles secondaires* qui, sans dépendance avec les précédentes, se différencient aux dépens de l'épithélium cœlomique. Cette distinction a été généralement adoptée dans ces derniers temps (ALLEN, DUSTIN, POPOFF, KUSCHAKEWITSCH).

Enfin, une 3e catégorie d'auteurs dénie tout caractère sexuel aux « Ureir » et pense que les oocytes ne dérivent que des éléments épithéliaux des glandes génitales (VON WINIWARTER et SAINMONT).

Telle est, exposée dans ses grandes lignes, l'état de la question de l'origine des gonocytes.

Pour apporter une solution à cet important problème, il faut tout d'abord faire une étude complète et systématique des éléments énigmatiques généralement appelés « Urgeschlechtszellen ». C'est ce que nous nous proposons de faire; mais avant de faire connaître le résultat de nos recherches, il est préférable de préciser l'état de nos connaissances à leur sujet. Dans ce but, nous ne ferons pas un historique de la question, mais nous chercherons à dégager les faits d'observations bien acquis et à montrer ceux qui, à l'heure actuelle, sont encore discutés.

Il nous faut choisir parmi les nombreuses appellations qui désignent les éléments dont nous allons nous occuper : Geschlechtszellen, Urgelchlechtszellen, Ureier, Urkeimzellen, *Gonocytes primaires*. Pour des raisons exposées à la fin de

ce chapitre, c'est ce dernier terme que nous adoptons désormais.

On sait que, lorsqu'en 1870, WALDEYER vit dans l'épithélium germinatif d'un embryon de poulet, âgé de 4 jours, des cellules claires, arrondies et volumineuses, il les appela des « Ureier » parce qu'il pensait qu'elles étaient la souche des œufs définitifs. Il croyait en outre que ces cellules provenaient d'une différenciation sur place des cellules épithéliales. Notons que récemment et indépendamment de l'interprétation donnée par WALDEYER, POPOFF et VON WINIWARTER et SAINMONT admirent aussi cette différenciation des éléments épithéliaux de l'ovaire en prétendus « Ureier ».

En réalité, ce dernier point est certainement inexact, on trouva les mêmes cellules en dehors de l'ébauche génitale, dans le mésentère et, au cours des stades qui précèdent sa formation, dans la splanchnopleure. De nombreux auteurs en ont fait une étude approfondie pendant la *période qui précède leur pénétration dans l'ébauche sexuelle* ; la plupart continuèrent de les appeler Ureier, Urgeschlechtszellen ou gonocytes primordiaux.

Ces études se firent dans les groupes les plus divers : chez les Sélaciens (BALFOUR, WOOD, BEARD), les Poissons osseux (JUNGERSEN, EIGENMANN, BOHI, FEDOROW, DODDS, ALLEN) les Amphibiens (ALLEN, DUSTIN, KING, KUSCHAKEWITSCH, SPEHL et POLUS, SCHAPITZ) les Reptiles (ALLEN, CASPARRO, DUSTIN, JARVIS) les Oiseaux (NUSSBAUM, RUBASCHKIN, TSCHACHIN, VON BERENBERG-GOSSLER) les Mammifères (RUBASCHKIN et FUSS).

Ces différents travaux arrivèrent à des observations dont les grandes lignes sont concordantes : les gonocytes primaires apparaissent très tôt au cours de l'ontogenèse [1]; on les reconnait à leurs grandes dimensions, leur aspect clair, la présence

(1) Signalons, à ce propos, les recherches d'EIGENMANN qui chez un téléostéen, le Cymatogaster, montre qu'ils proviennent de cellules ayant conservé les dimensions des blastomères après la 5e division de segmentation de l'œuf.

dans leur cytoplasme de gouttelettes vitellines. Ils apparaissent soit dans l'endoderme, soit dans le mésoderme, cheminent dans ce dernier pour se rapprocher de la ligne médiane lors de la formation du mésentère, se concentrent à la racine de celui-ci, d'où elles passent facilement à la face interne du corps de WOLFF et occupent la région qui devient bientôt l'épithélium germinatif.

Qu'est-ce qui préside à ce déplacement des gonocytes primaires ? Ici déjà se montrent des divergences. Quelques auteurs (BEARD, ALLEN, DUSTIN, RUBASCHKIN, FUSS) se sont nettement prononcés en faveur d'une migration par mouvements propres. Ils ne nient pas cependant la possibilité d'un déplacement dû à l'entraînement par les tissus en croissance : dans ce cas, le déplacement des gonocytes primaires serait comparable à celui de ces jalons que les géologues plantent dans les glaciers pour étudier les mouvements de ces derniers.

VON BERENBERG-GOSSLER, le dernier auteur qui s'est occupé des gonocytes primaires conteste, après des recherches chez le poulet, leur migration par mouvements actifs ; mais il considère ce caractère comme important s'il était prouvé, « da eine derartige Eigenschaft für eine grosse Selbständigkeit der Urgeschlechtszellen gegenüber den Keimblättern sprechen würde » (p. 33).

La plupart des auteurs, dont les noms précèdent, n'ont pas poursuivi l'étude des gonocytes primaires, dans le domaine de l'ébauche génitale ; ils pensaient, à tort, semble-t-il, que le fait de les avoir poursuivi jusque dans l'épithélium germinatif suffisait pour affirmer leur *nature sexuelle.* Les renseignements qui nous sont fournis à ce sujet, nous les devons surtout aux embryologistes qui se sont occupés de l'organogenèse des glandes sexuelles.

Malgré cela, comme le dit VON BERENBERG-GOSSLER, la nature sexuelle des gonocytes primaires n'a pas été démontrée. DUSTIN, KUCHAKEWITSCH et ALLEN ont admis que, en totalité ou en partie, ils dégénèrent chez les Amphibiens et les Sauropsides.

Les Mammifères ont été surtout bien étudiés dans ces derniers temps. ALLEN et POPOFF admettent une dégénérescence dans le testicule. SKROBANSKY l'indique dans l'ovaire. Seul, RUBASCHKIN voit les gonocytes primaires persister dans l'ovaire, il les reconnait comme étant la seule souche des cellules sexuelles ; il n'y a donc pas de gonocyte secondaire au sens de FELIX.

VON WINIWARTER et SAINMONT ne voient pas les gonocytes primaires avant la différenciation du sexe ; les cellules volumineuses, qu'ils voient dans l'ovaire au début de son développement, seraient pour eux des cellules hypertrophiées temporairement et ils leur dénient toute nature sexuelle.

En outre de ces observations, trop souvent contradictoires, sur l'évolution générale des gonocytes primaires, nous possédons certaines données intéressantes sur leurs *caractères cytologiques.*

Nous avons déjà noté leur grand volume, leurs contours arrondis, leur aspect clair et l'existence de plaquettes vitellines ; on y a mis en évidence des centrioles.

RUBASCHKIN et TSCHASCHIN y voient des chondriosomes granuleux ; enfin VON BERENBERG-GOSSLER précise certains détails dont nous parlerons quand nous nous occuperons plus spécialement des gonocytes du poulet.

L'absence de division mitosique pendant une période assez longue de leur évolution est encore un fait à retenir qui suffirait, à lui seul, à attirer l'attention sur ces éléments énigmatiques.

Enfin, un dernier fait intéressant à signaler, bien qu'il ne soit pas fait pour éclaircir leur nature, est celui qu'ont démontré les recherches expérimentales de KUSCHAKEWITSCH : des œufs deRana esculenta, fécondés par du sperme normal un nombre assez élevé d'heures après la ponte, donnent naissance à une énorme majorité d'individus mâles ; étudie-t-on sur ceux-ci le développement des ébauches génitales, on constate que, contrairement à ce qui se passe après la fécondation normale, il n'y a pas de gonocytes primaires.

Tels sont, rapidement groupés, les faits connus relativement aux gonocytes primaires.

En abordant leur étude chez le poulet, nous chercherons à résoudre plusieurs questions :

1°) Comment se déplacent-ils au sein des tissus ?

2°) Leur nature sexuelle est-elle justifiée ?

3°) Si oui, jouent-ils chez l'adulte le rôle de cellules sexuelles actives ?

Nos observations chez le poulet ne débutent qu'au 4e jour d'incubation, c'est à dire au moment où apparaît l'éminence génitale. Les gonocytes primaires apparaissent naturellement plus tôt; voici, en résumé, ce que mes prédécesseurs ont reconnu de leur évolution.

Nussbaum, en 1901, signale dans la splanchnopleure d'un embryon du 2e jour de grosses cellules chargées de plaquettes vitellines, sans pouvoir le démontrer de façon rigoureuse ; il pensait que ces cellules se déplaçaient pour pénétrer dans l'ébauche génitale ; il les considérait comme les éléments dont dérivaient les œufs définitifs. Déjà bien avant Nussbaum, Schmiegelow et Hoffmann avaient admis une relation de dépendance entre les cellules volumineuses, qui se voyaient dans les stades précoces de l'ontogenèse, et les « Ureier » que Waldeyer avait signalés dans l'épithélium germinatif.

Plus récemment Rubaschkin (1909) et Tschaschin (1910) ont repris leur étude chez le poulet ; ils ont admis leur migration au sein des tissus embryonnaires, migration dont ils ont fixé les détails ; les « Urgeschlechtszellen » sont reconnaissables, comme cellules typiques, dans la splanchnopleure d'un embryon du 3e jour dans le domaine du 24 au 26e somite ; leur nombre s'accroit ensuite par apparition de nouvelles cellules dans les 27, 28, 29 et 30e somite. Il n'en apparaît pas en dehors de la région du 24e au 30e somite.

Chez un embryon de 36 somites, il n'en apparaît plus de nouveaux, mais la migration cellulaire débute ; toutes les

cellules gagnent progressivement la racine du mésentère, celles des segments les plus antérieurs de la région sexuelle sont les plus avancées et sont les premières qui passent ultérieurement de la racine du mésentère dans l'ébauche génitale.

A cette évolution, surtout bien établie par RUBASCHKIN, TSCHASCHIN ajoute le détail cytologique suivant : les chondriosomes des gonocytes primaires ont une forme granuleuse, ce qui les distingue de ceux des cellules somatiques. Dans l'esprit de TSCHASCHIN et de son maître RUBASCHKIN, cette distinction est importante. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser.

Enfin, un dernier travail étudie les gonocytes primaires chez le poulet : VON BERENBERG-GOSSLER se place à un point de vue spécial qui n'avait pas encore été considéré ; il établit leurs caractères cytologiques chez les embryons du 3e et du 4e jour et en conclut ce qui suit : il n'y a pas lieu de faire, à cause de leur aspect spécial, une distinction entre gonocytes primaires et cellules embryonnaires ordinaires, car p. 66 « Die Punkte in denen die Urgeschlechtszellen sich ausserdem von diesem morphologisch unterscheiden, sind nicht prinzipieller Natur, sondern können aus dem Mangel an Funktion und dem Ausbleiben der Zellteilung erklärt werden ».

D'ailleurs, dit-il, les caractères cytologiques de ces cellules ne permettent pas de les considérer comme les ancêtres des cellules sexuelles. Enfin, elles ne se déplacent pas par mouvements amœboïdes au sein des tissus.

Voilà tout ce que nous connaissons des gonocytes primaires chez les Oiseaux : il y a là peu de faits bien acquis.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Avant de décrire l'évolution des gonocytes primaires, il n'est pas sans intérêt de montrer quelles sont les méthodes histologiques qui nous ont été, à ce sujet, les plus utiles.

Nous donnons la préférence aux coupes fixées par les liqueurs osmiques (liqueurs de HERMANN et de FLEMMING) et colorées à la triple coloration de FLEMMING. Les images ainsi obtenues sont fort jolies; un coup d'œil suffit pour déceler les gonocytes primaires.

Voici l'aspect qu'ils présentent au début de la période d'indifférence sexuelle : des cellules volumineuses, à contours arrondis, plus claires que les cellules qui les entourent ; le cytoplasme est chargé de boules de vitellus dont les dimensions et la forme varient et qui présentent parfois l'aspect d'un fin semis de granulations accumulées dans la portion la plus renfflée de la cellule ; le noyau est une grande vésicule claire à contours bosselés, la chromatine est dispersée en granules fins et peu nombreux sur une charpente achromophile ; presque toujours il existe, en outre, deux grosses masses anfractueuses colorées en rouge par la safranine qui en imposent pour les nucléoles.

Outre cette méthode de coloration précieuse, nous pensions, sur la foi des observations de TSCHASCHIN, pouvoir utiliser les méthodes de colorations électives des chondriosomes ; en fait, dans les premiers stades, nous n'avons pu obtenir, malgré des essais réitérés, la mise en évidence des chondriosomes dans les gonocytes primaires, même sur des préparations où ils étaient visibles dans les autres cellules. Mais nous pouvons affirmer, à la suite de l'examen de préparations mieux réussies d'un cytologiste américain, M. SWIFT (1), que même chez les embryons jeunes (4e jour) les chondriosomes des gonocytes primaires n'ont pas une forme granuleuse, chez le poulet, comme l'a dit TSCHASCHIN. Ces méthodes histologiques ne peuvent donc pas rendre leur étude plus aisée.

---

(1) Qu'il nous soit permis de lui adresser ici tous nos remercîments pour la démonstration de ces préparations fort réussies qui doivent servir à des observations encore inédites.

Nous pouvons maintenant facilement aborder l'étude de l'évolution des gonocytes primaires, car nous les rencontrerons dans des organes sur la structure desquels nous sommes documentés.

Embryon de 4 3/4 jours.— Nous assistons à leur passage du mésentère dans l'ébauche génitale ; l'examen des coupes sériées de cette région va nous permettre d'établir les règles suivant lesquelles ce passage s'établit.

On sait que l'épithélium germinatif se continue, sur son côté interne, avec l'épithélium de la face correspondante du mésentère. Les gonocytes primaires passent de l'un à l'autre ; cette pénétration dans la glande génitale se fait d'avant en arrière, c'est à dire qu'elle est plus avancée dans la région céphalique que dans les régions postérieures ; on peut s'en assurer par des numérations portant sur les différentes portions de ces régions chez plusieurs embryons du 4e jour.

Dans l'embryon de 4 3/4 jours, que nous décrivons spécialement, les gonocytes primaires étaient très abondants dans la moitié céphalique de la glande. Il persistait aussi, à ce niveau, des groupes assez considérables de gonocytes situés dans le tissu mésenchymatique périaortique, qui semblaient en dehors de la voie généralement suivie. Ces cellules se sont probablement égarées, ce qui ne doit pas étonner car on sait que certains embryologistes en ont retrouvé dans divers organes de l'embryon (Beart).

Deux autres faits sont encore à signaler dans cet embryon. Les gonocytes primaires occupent une portion de l'épithélium péritonéal située en arrière de l'ébauche génitale ; nous nous trouvons ici devant un simple manque de concordance entre la pénétration des gonocytes dans l'épithélium péritonéal et la constitution de l'ébauche génitale (marquée par les transformations de l'épithélium et l'apparition des connexions urogénitales) ; l'extrémité postérieure de l'ébauche génitale n'est pas encore marquée.

Un second fait plus frappant et plus intéressant consiste dans la différence qui existe entre le nombre global des gonocytes de l'ébauche gauche et ceux de l'ébauche droite. Cette différence est notable et suffisamment constante pour donner une approximation des proportions entre les deux chiffres ; le nombre des gonocytes est cinq fois plus élevé à gauche, les numérations de cet embryon nous ayant donné les résultats de 750 et 150 cellules.

Nous nous bornons momentanément à signaler ce fait curieux.

Embryon de 5 jours. — Nous décrivons, comme propre à ce stade, une phase de l'évolution dont les premières manifestations se montraient déjà dans l'embryon précédent : il ne faut pas oublier que les gonocytes qui occupent les régions les plus antérieures étant toujours les plus avancés, on pourrait, dans une certaine mesure, faire leur étude chez un seul embryon, en suivant d'arrière en avant la série des coupes transversales.

En décrivant tel processus comme propre à tel stade, nous énonçons le fait que c'est le processus auquel participe le plus grand nombre de cellules à ce stade.

Cette remarque faite, passons à notre embryon.

La majorité des gonocytes ont pénétré dans l'ébauche génitale ; leur nombre, dans les régions extragénitales, mésentère et tissu mésenchymatique rétropéritonéal, est encore assez élevé, surtout dans la partie postérieure, mais il ne dépasse plus, comme dans l'embryon précédent, le chiffre des cellules intragénitales.

Ces dernières seules vont nous occuper maintenant : leur évolution peu étudiée ne peut être comprise que si l'on connaît celle de l'organe qu'elles occupent. Rappelons qu'au stade de 5 jours, l'ébauche génitale est uniquement formée de l'épithélium germinatif nettement séparé dans la profondeur, par une membrane propre, de l'amas des connexions urogénitales.

L'examen « in situ » de la forme cellulaire permet de se rendre compte de ce fait important : les gonocytes primaires, arrivés dans l'épithélium germinatif, se dispersent dans toute l'ébauche génitale: cette dispersion se fait grâce aux mouvements actifs dont ils sont doués (fig. 37, 40 et 41).

Si j'insiste sur ce fait, c'est que beaucoup d'embryologistes, qui admettent la migration par mouvements propres, croient, à tort, que les gonocytes primaires, une fois dans l'épithélium germinatif, sont arrivés au terme de leur voyage.

Cette dispersion cellulaire se fait suivant deux directions :

1°) Les gonocytes primaires entrés dans l'épithélium germinatif par son côté interne gagnent aussi sa partie externe. La fig. 41 donne une image fort nette de cette migration. La forme de la cellule figurée n'est pas explicable ici par une compression des cellules avoisinantes (comme l'admet von Berenberg-Gossler).

2°) Tous les gonocytes ne restent pas dans l'épaisseur de l'épithélium germinatif. Ils passent dans les tissus sous-jacents, c'est à dire dans l'amas des connexions urogénitales qui est, remarquons-le, sans dépendance avec l'épithélium germinatif. Au stade décrit, celui-ci n'a pas encore proliféré, de sorte qu'il ne peut être question d'un entraînement des gonocytes vers la profondeur, par accroissement des cordons médullaires. De nouveau ici, nos figures 40 et 43 font assister à ce déplacement par mouvements amœboïdes.

Embryon de 6 1/2 jours. — La faculté que possèdent les gonocytes primaires de se déplacer par mouvements actifs ne doit pas nous faire rejeter la possibilité de leur entraînement par l'accroissement des tissus au sein desquels ils siègent. Au contraire, nous assistons, chez cet embryon, à la formation des cordons médullaires, formation et accroissement qui s'accompagnent d'un entraînement des gonocytes à leur intérieur. Cependant, malgré cet entraînement, nous pouvons encore voir à ce stade la migration de gonocytes isolés : ils sortent de l'épithélium germinatif et ne se trou-

vent plus à l'intérieur des cordons épithéliaux, mais dans les travées conjonctives qui les séparent (fig. 42).

Outre ce fait, nous avons pu tirer des renseignements précieux de cet embryon, grâce aux numérations de gonocytes que nous y avons faites.

Le nombre global des gonocytes vus dans l'ébauche gauche est de 791, celui de l'ébauche droite de 162. La comparaison de ces deux chiffres nous fait déjà remarquer que le rapport approximatif de 5/1, déjà constaté dans l'embryon de 4 3/4 jours, est conservé ; le fait nous semble suffisamment curieux pour qu'on y insiste : il est, pensons-nous, une preuve nouvelle et irréfutable de la faculté de migration des gonocytes primaires.

En effet, on sait que chez certains oiseaux, dont le poulet, un seul ovaire se développe, le gauche, alors que l'ovaire droit involue ; on constate aussi une différence de volume entre le testicule gauche et le testicule droit, surtout dans les premiers temps ; il en résulte que, dès le début de la période d'indifférence sexuelle, il y a un retard de développement de l'ébauche droite. Cela étant, si on admet, comme VON BERENBERG-GOSSLER, que le déplacement des gonocytes primaires se fait par accroissement des tissus — tel que nous l'avons déjà expliqué — il sera impossible de comprendre la raison d'une différence dans la répartition, des deux côtés du plan médian, d'éléments qui s'y trouvaien primtitivement répartis en nombre égal. Il faudrait admettre une dyssymétrie inconcevable dans l'accroissement des tissus, ou bien une division mitosique intense des éléments d'un seul côté qui ne s'expliquerait pas davantage.

Si, au contraire, on admet la migration par mouvements propres des gonocytes, l'explication de leur répartition inégale est aisée. Cette migration s'effectue suivant un type dont les grandes lignes paraissent identiques chez tous les vertébrés.

Mais ici, comme dans tout processus embryologique, il faut non seulement tenir compte de la loi fondamentale

de la Biogenèse, mais aussi envisager les actions que produisent les uns sur les autres les différents organes d'un même embryon, au cours de son développement (KEIBEL).

Il est probable, par conséquent, que, chez tout embryon, la migration des gonocytes *libres* et *isolés* au sein des tissus est influencée par certaines actions, que nous appellerons chimiotaxiques, sans préciser leur nature. Le foyer de ces actions sera naturellement l'ébauche génitale, terme de leur course, au même titre que, dans un processus de suppuration, c'est du siège de la plaie suppurante que part l'action des microbes pyogènes qui attirent les globules du pus.

Quoi de surprenant d'admettre que, dans le cas qui nous occupe, l'ébauche génitale droite exerce, en rapport avec son moindre volume, une action chimiotaxique moindre qui attirera vers elle une quantité moins grande de gonocytes ?

Le chiffre absolu de 791, comparé à celui de 760 fourni par l'embryon de 4 3/4 jours, nous suggère aussi quelques réflexions. Son augmentation s'explique de deux façons.

On se rappelle que, durant les premiers jours, les gonocytes primaires ne se divisaient pas ; ils commencent de le faire maintenant, de sorte que leur nombre s'accroît.

Actuellement, le passage des gonocytes du mésentère dans l'ébauche génitale est près de s'achever, alors qu'il était dans son plein chez l'embryon de 4 3/4 jours; ce nouvel apport de cellules a évidemment augmenté leur nombre, à l'intérieur de l'ébauche génitale.

Il y a lieu cependant de se demander si notre chiffre de 791 est suffisamment élevé, vu l'importance des deux causes de l'augmentation du nombre des gonocytes dans l'ébauche ovarique; nous croyons qu'il devrait être plus élevé, comme l'indiquent d'ailleurs les numérations des stades ultérieurs. Il existe évidemment des différences individuelles qui expliquent en partie la discordance apparente de ces chiffres.

Nous croyons cependant aussi qu'il ne faut pas attacher trop d'importance à leur valeur absolue. Même une numération soigneusement faite expose à des causes d'erreurs ; sans compter que cette opération fastidieuse fatigue vite l'observateur, il faut songer que, les coupes étant minces (5 μ), un seul gonocyte est intéressé dans 2 ou même 3 coupes successives, de sorte qu'il est difficile, surtout dans les premiers stades où ils sont plus volumineux, de ne pas compter comme appartenant à plusieurs cellules des fragments qui n'en forment, en réalité, qu'une seule. La discordance des chiffres obtenus par les numérations de différents observateurs sur les mêmes embryons, nous met en garde aussi contre nos propres numérations. Les nombres qu'elles donnent peuvent être utiles, surtout au point de vue relatif et si l'on prend des moyennes, mais leur valeur absolue doit être envisagée avec beaucoup de circonspection.

Embryon de 8 ½ jours.— Il n'entre plus de nouveaux gonocytes primaires dans l'ébauche génitale. Ceux qu'on voit encore dans le mésentère, qui sont d'ailleurs peu nombreux, n'atteindront plus la glande ; ils continueront leur évolution dans cet organe où nous reprendrons plus loin leur étude. Dans l'ébauche génitale leur répartition est uniforme : assez nombreux encore dans l'épithélium germinatif, ils sont abondants à l'intérieur des cordons médullaires et des connexions urogénitales. Les travées conjonctives en contiennent aussi, mais en moindre abondance.

Un fait est à signaler : le nombre des gonocytes primaires s'est considérablement accru, au point de devenir double de ce qu'il était au début de leur entrée dans l'ébauche génitale ; nous en avons compté 1495 !

A ce stade, en effet, beaucoup de mitoses se constatent : celles-ci ont commencé de se montrer dans la portion sexuelle céphalique de l'embryon âgé de 4 3/4 jours ; rares d'abord, elles sont devenues de plus en plus fréquentes, pour devenir abondantes maintenant.

Ces mitoses, frappant des cellules de grandes dimensions, sont très apparentes ; il n'y a cependant rien de spécial à noter dans leurs différentes phases : un gonocyte donne naissance à deux gonocytes plus petits qui contiennent les mêmes éléments ; au stade monaster déjà, les boules vitellines se groupent en deux amas d'importance égale autour de chaque pôle du fuseau. (Fig. 38).

A la suite de ces divisions, l'aspect des gonocytes primaires s'est modifié; au stade de 8 ½ jours, c'est le type cellulaire nouveau qui prédomine.

L'ensemble de ces modifications paraît être le résultat d'une véritable exsudation de liquide qui atteint une cellule primitivement hypertrophiée : tous les éléments figurés qu'elle contenait sont conservés.

Le volume de la cellule s'est considérablement réduit. (Comparez les fig. 37, 40, 41 aux fig. 38 et 42.)

Les contours sont moins réguliers, la forme devient polygonale ; la cellule moins turgescente subit davantage la pression des éléments environnants. Le cytoplasme plus dense se colore plus vivement ; la coloration orange foncé est typique dans les préparations traitées par la triple coloration. Les boules vitellines sont moins abondantes. Le noyau plus petit, flétri, conserve les mêmes éléments que précédemment ; ceux-ci fixent mieux les matières colorantes.

Les changements dans l'aspect de ces cellules, à la suite d'une ou de plusieurs mitoses, ainsi que la diminution puis la disparition complète des boules vitellines, semblent donner raison à von Berenberg-Gossler lorsqu'il dit que l'aspect spécial, qu'elles présentent dans les stades jeunes, est le fait de l'absence de division et de leur manque de fonction. Actuellement la cellule semble se réveiller ; elle va subir une différenciation ou plutôt son évolution va s'activer : elle utilise sa réserve de vitellus.

Toujours est-il que leur nouvel aspect rend les gonocytes moins facilement reconnaissables ; nous nous servons pour les reconnaître de leur aspect plus sombre, de leurs dimen-

sions supérieures à celles des cellules ambiantes et éventuellement de la présence du vitellus dans leur cytoplasme.

Embryon de 11 jours. — Nous n'avons rien à ajouter à ce qui vient d'être dit en ce qui concerne les gonocytes primaires. Cependant l'apparition dans le jeune ovaire de la zone corticale va nous permettre de scinder notre étude, comme nous l'avons fait au chapitre IV. N'oublions pas que tous les gonocytes n'ont pas quitté l'épithélium germinatif au début de la période de différenciation sexuelle ; aussi, lorsque les cordons cellulaires de seconde prolifération se forment, retrouverons-nous à leur intérieur des gonocytes entraînés ; d'autres occupent, quoique plus rarement maintenant, le tissu mésenchymatique de l'albuginée primitive.

Nous allons donc, dans la suite de notre exposé, poursuivre séparément les gonocytes dans les diverses régions de l'ovaire ou de ses annexes dans lesquelles ils se trouvent, à savoir : la zone corticale, la zone médullaire et enfin le rete. Celui-ci, dont l'ébauche était l'amas des connexions urogénitales, est maintenant refoulé en dehors du hile de l'ovaire ; il forme une masse cellulaire compacte adjacente aux glomérules de Malpighi du corps de Wolff, masse cellulaire qui s'insinue entre les tubes urinaires aplatis. Puisque les premiers gonocytes primaires, sortis de l'épithélium germinatif, ont pénétré dans la masse des connexions urogénitales, nous en retrouvons maintenant d'assez nombreux disséminés dans toute la masse du rete.

Enfin nous devrons poursuivre l'étude des gonocytes primaires dans une 4e région où nous les avons abandonnés, région où d'ailleurs ils n'ont pas encore été étudiés. Nous voulons parler des gonocytes qui n'ont pas atteint l'ébauche génitale et se sont arrêtés dans le mésentère. On les trouve dans cet organe, par groupe de 2 à 4 cellules, qui y poursuivent leur évolution comme si elles avaient atteint le terme de leur migration. Comme les autres gonocytes, ils se divisent acti-

vement au stade embryonnaire de 8 ½ jours ; c'est même par ces divisions que l'on peut s'expliquer leur répartition en petits groupes. (V. fig. 28).

A la suite de ces divisions, elles ont aussi subi un changement d'aspect semblable à celui que nous avons déjà décrit, cependant leur forme est restée globuleuse, ce qui se comprend facilement si l'on songe qu'elles occupent un tissu moins dense que celles qui sont à l'intérieur des cordons épithéliaux de l'ovaire et que, par conséquent, elles subissent moins la compression des cellules environnantes.

Jusqu'ici, nous avons précisé certains points de l'évolution des gonocytes primaires : nous avons démontré leur faculté de migration et noté leurs transformations cytologiques à la suite des mitoses.

Il nous reste cependant à répondre aux autres questions posées au début de cette description : 1°) Leur nature sexuelle est-elle justifiée ?

2°) Si la réponse est affirmative, donnent-ils naissance aux cellules sexuelles définitives ?

Nous allons nous occuper d'abord du sort de ceux qui siègent dans le mésentère et l'ébauche du rete, parce que cela nous permettra de répondre à la première question posée.

L'ébauche du rete est, avons-nous dit, refoulée en dehors de l'ovaire par la masse des cordons épithéliaux de celui-ci. Dans le déplacement qu'il a subi, de ce fait, il a entraîné les gonocytes primaires qui l'avaient pénétré dans les jeunes stades.

Les « Ureier » se présentent jusque vers le 15e jour de l'incubation, sous l'aspect déjà décrit, aspect qui est commun à tous ceux qui occupent et l'ovaire et le mésentère. Nous ne pouvons rien conclure en ce qui concerne leur nature, ni de leurs caractères cytologiques, ni du fait de leur présence dans le rete, présence qui s'explique à suffisance par nos observations antérieures.

A la fin de l'incubation, leur nombre paraît diminuer, nous ne saurions affirmer si à ce moment ils dégénèrent ; nous n'avons pas vu d'indice de ce processus. Nous croyons plutôt que l'accroissement du volume de la masse totale du rete écarte davantage, les uns des autres, les gonocytes y contenus ; ceux-ci ne se divisent plus depuis le début de la période de différenciation sexuelle ; ils sont moins nombreux sur les coupes, sans que leur nombre global ait diminué. D'autres faits plus importants sont à signaler maintenant.

Alors que jusqu'ici les gonocytes ne se caractérisent guère que par leurs dimensions et leur affinité pour les colorants, ils prennent maintenant l'aspect typique de cellules sexuelles en évolution (embryon du 15e jour). Le noyau, qui nous renseigne surtout sur leur nature, passe par les phases caractéristiques de celui d'un oocyte au début de la période d'accroissement. On sait que ceux-ci subissent un cycle de transformations qui leur est propre, car il prépare la réduction chromatique lors des divisions de maturation.

Différentes phases sont reconnues comme constantes dans ce cycle et sont désignées par des appellations diverses. Nous adoptons les noms les plus généralement employés aujourd'hui ; ils font partie de la nomenclature dressée par von Winiwarter.

Dans le rete, les noyaux des gonocytes primaires se caractérisent par ces aspects typiques qui attirent sur eux l'attention : le type prédominant, durant les premiers jours qui suivent l'éclosion, est le type deutobroque. Nous croyons qu'il est inutile de le décrire, attendu qu'il ressemble en tous points à celui décrit à propos des oocytes médullaires (v. Ch. IV). Dans les jours suivants apparaissent les types leptotène (2e et 3e jour), synaptène (4e et 5e jour). Ces derniers types sont cependant beaucoup moins nombreux, à cause des phénomènes dégénératifs qui tôt ou tard frappent tous les gonocytes primaires du rete. Il est rare d'en voir encore après la première semaine qui suit l'éclosion (v. fig. 31 et 32).

Ajoutons encore que le cytoplasme présente aussi l'aspect ordinaire de celui des oocytes; on voit, adjacente au noyau, une zone plus sombre en forme de croissant ; elle correspond à l'amas des mitochondries dont la disposition est typique à ce stade.

De cette description, retenons les deux points suivants :

1°) Les gonocytes primaires apparus dans le rete, au début du développement de l'ébauche génitale, y persistent pendant toute la période de l'incubation et même encore après l'éclosion ;

2°) Ils passent par les phases typiques de la période d'accroissement des oocytes ; ils sont donc bien de nature sexuelle, mais finissent tous par disparaître.

Dans le mésentère, l'évolution des gonocytes primaires est, en tous points, semblable à celle des gonocytes du rete. Nous croyons donc inutile de répéter notre description. Qu'il nous suffise de faire remarquer que la disposition en amas des gonocytes est très accusée ici ; on peut examiner de nombreuses coupes de mésentère sans voir de gonocytes tandis que, dans d'autres coupes, on peut en rencontrer de véritables foyers (fig. 30).

Les gonocytes primaires du mésentère ne se caractérisent comme cellules sexuelles qu'à la fin de la période d'incubation : ceux du rete faisaient de même ; leur évolution suit donc une voie immuable quels que soient les organes qu'ils occupent.

De nos observations des gonocytes primaires dans le rete et le mésentère, nous tirons cette conclusion importante : *leur nature sexuelle qui n'avait jusqu'ici pas été démontrée et est encore niée* (VON WINIWARTER et SAINMONT, VON WINIWARTER, VON BERENBERG-GOSSLER) *est pleinement justifiée.* Nous considérons l'avoir démontrée par la présence des cellules sexuelles dans deux organes sans dépendance avec l'épithélium germinatif. En effet, si nous avions vu les mêmes images à l'intérieur de l'ébauche ovarique, l'exactitude de notre interprétation eut été facilement mise en doute par la

possibilité d'une néoformation de gonocytes dans cet organe, aux dépens des éléments épithéliaux. Cette néoformation, qui existe d'ailleurs, expose l'observateur à une confusion entre les gonocytes d'origines différentes ; l'évolution des premiers peut être masquée par celle des seconds.

Rien de semblable n'existe dans le mésentère et le rete, où une néoformation de gonocytes, in situ, ne sera admise par personne.

On nous objectera peut-être ceci : on a déjà signalé des gonocytes primaires dans le mésentère ; parfaitement, mais ceux qui les ont signalés ont toujours admis leur dégénérescence avant qu'ils ne se caractérisent nettement comme cellules sexuelles ; — ou bien encore, on nous dira : Allen a signalé des oocytes bien caractérisés dans le rete ; rien n'est plus exact aussi, mais Allen était si étonné de leur présence qu'il se sert de ce fait pour démontrer une prétendue origine épithélio-germinative du rete. Or, cette relation d'origine n'existe pas : le rete n'est pas un organe capable de produire des cellules sexuelles par différenciation de ses éléments; s'il s'y trouve des cellules sexuelles, c'est qu'elles y ont pénétré secondairement ; c'est bien le cas pour nos gonocytes primaires.

A la fin de la période d'incubation, ce sont des oocytes en voie d'accroissement ; jusqu'au 11e jour de l'incubation (fin de leur période de multiplication), ils ont la valeur d'oogonies.

Une troisième question nous reste à résoudre maintenant :

Les gonocytes primaires, dont la nature sexuelle est démontrée, donnent-ils naissance aux oocytes définitifs ?

Cette question, quelqu'en soit la réponse, en entraîne une autre :

Les éléments épithéliaux de l'ovaire sont-ils capables de produire des cellules sexuelles par différenciation in situ ?

Pour résoudre ces problèmes, nous étudions les gonocytes primaires dans la zone médullaire de l'ovaire, puis dans la zone corticale.

Pour la *zone médullaire*, notre description ne sera pas longue, attendu qu'elle nous exposerait à des répétitions de ce que nous avons dit à propos des oocytes médullaires au Ch. IV.

Jusqu'au 15e jour de l'incubation, les seules cellules volumineuses ressemblant à des gonocytes sont des gonocytes primaires ; ils conservent l'aspect que nous leur avons décrit à la fin de la période de leur multiplication (6e au 9e jour d'incubation), aspect qui ne nous permet en aucune façon de nous prononcer sur leur nature. Ils ne se divisent que fort exceptionnellement maintenant, de sorte que leur nombre ne s'accroît pour ainsi dire pas. Il a, au contraire, une tendance à diminuer, car nous avons observé chez les embryons du 13e, 14e, 15e jour des formes cellulaires spéciales qui semblaient être un indice de dégénérescence : le noyau volumineux présente l'aspect d'une vésicule vide; quelques grains mal définis de chromatine sont accrochés à la membrane nucléaire et prennent, à la triple coloration de Flemming, une teinte lie de vin caractéristique ; le cytoplasme est d'un jaune sale qui attire l'attention de l'observateur.

Notons que la plupart des gonocytes primaires de cette région ne sont pas isolés mais réunis par groupes ; certains de ces groupes peuvent être assez considérables. Le fait vaut la peine d'être signalé parce que — se retrouvant aussi dans le mésentère et le rete — il paraît bien être une caractéristique de l'évolution de ces cellules. Ces groupes sont analogues aux « nids d'œufs primordiaux » signalés par nombre d'auteurs, spécialement chez les Amphibiens.

A partir du 15e jour de l'incubation, le nombre des gonocytes s'élève rapidement ; or, il n'y a pas recrudescence de mitoses, de sorte que nous devons admettre une néoformation de gonocytes aux dépens des cellules épithéliales des cordons médullaires.

Malheureusement, cette néoformation ne nous permet plus de poursuivre l'étude des gonocytes primaires, car ceux-ci se confondent rapidement avec les gonocytes médul-

laires secondaires ; ils participent à une évolution commune dont nous avons déjà fixé les détails (v. Ch. IV).

Les gonocytes deviennent des oocytes qui passent par les premiers stades de la période d'accroissement ; puis ils dégénèrent. Ils ont tous disparu chez un poussin du 14e jour.

Il fallait chercher à éviter la confusion entre les gonocytes primaires et les gonocytes secondaires; nous croyions que, pour y arriver, nous utiliserions avec succès les coupes traitées par les méthodes électives des chondriosomes. Nous avons déjà fait part de notre échec, pour ce qui est des premiers stades. Dans les embryons plus âgés, nous sommes parvenus à révéler les chondriosomes dans des cellules qui se caractérisaient nettement comme des gonocytes primaires.

Or, contrairement à ce que défendait TSCHASCHIN chez le poulet, les chondriosomes n'étaient nullement granuleux mais constituaient des filaments longs et grêles (v. fig. 39). Nous pouvons donc affirmer que *cette distinction de forme des chondriosomes n'est en tous cas pas constante* et qu'*elle n'existe pas chez le poulet.* Cette observation a son importance, parce qu'elle met en doute la base même des recherches récentes de RUBASCHKIN chez les mammifères, recherches dont nous nous occuperons dans la partie bibliographique de ce chapitre.

Pas un seul gonocyte primaire n'arrive à maturité dans les différentes régions étudiées. Voyons maintenant ce qu'ils deviennent dans la

Zone corticale. — Nous rencontrerons ici les mêmes difficultés que dans la zone médullaire. Les gonocytes primaires sont peu nombreux dans l'épithélium germinatif chez un embryon du 11e jour, c'est à dire au moment où se forment les cordons de seconde prolifération. Ils sont entraînés en partie par ces cordons et se retrouvent au milieu des cellules épithéliales indifférentes qui les constituent. Elles ont été signalées à ce stade par d'HOLLANDER, p. 122 :

« des cellules à noyau volumineux arrondi, renfermant vers son centre une ou plusieurs masses chromatiques volumineuses et des petits grains chromatiques disséminés irrégulièrement sur une charpente achromatique très évidente. Ce noyau est situé excentriquement dans un corps protoplasmique abondant, montrant très souvent une partie différenciée, plus dense, et parfois des granulations graisseuses » (cellules a).

Rien à ajouter à cette description ; remarquons que, à aucun moment, d'Hollander n'identifie ces cellules avec les « Ureier » de Waldeyer. Cette omission, qui l'a conduit à une erreur, s'explique parce qu'il n'a pas utilisé, pour son étude de l'ovogenèse, des embryons plus jeunes que 10 jours.

A côté des « oocytes primaires » précités, il existe, au stade de 11 jours, d'autres cellules différentes des petites cellules épithéliales. d'Hollander les signale aussi, mais l'interprétation qu'il en donne est différente de la nôtre ; il les désigne par la lettre a' et pense que, vu leurs dimensions intermédiaires entre celles des petites cellules indifférentes et celles de nos gonocytes primaires, ceux-ci sont dérivés de ceux-là. Tous ces éléments, engendrant de « véritables nids de mitoses », il leur donne à tous la valeur d'oogonies (éléments a et a'). En fait, nous sommes d'accord avec lui sur la valeur à donner à ces cellules ; il résulte de nos observations antérieures que avant le 11e jour de l'incubation les gonocytes primaires (cellules a) ont la valeur d'oogonies. Mais il n'y a pas de relations de dépendance entre les éléments a' et les éléments a. Ces derniers préexistent à la différenciation des éléments a' et ceux-ci, qui se divisent activement, sont le résultat de la différenciation des cellules épithéliales indifférentes. On peut s'en assurer par la présence de cellules a (gonocytes primaires) au milieu des cellules mésenchymatiques de l'albuginée primitive.

Dans la suite, toutes les cellules a' et a, sauf de rares cellules a bien reconnaissables qui dégénèrent, continuent leur évolution, deviennent les cellules b (oocytes de premier ordre) de

D'HOLLANDER ; il nous est impossible de distinguer alors leur différence d'origine.

Si l'on songe que, sauf les éléments de certains cordons qui dégénèrent, les oocytes corticaux arrivent à maturité (v. fin du Ch. IV), il faut avouer notre impuissance à déterminer le point de savoir si les gonocytes primaires de la zone corticale peuvent devenir des oocytes définitifs.

Les points acquis sont ceux-ci :

1°) *Il y a néoformation d'oocytes dans la zone corticale aux dépens d'éléments dérivés de l'épithélium germinatif ; ils donnent la majorité des oocytes qui arrivent à maturité.*

2e) *Il n'y a pas de raison d'admettre que certains gonocytes primaires ne peuvent, en petit nombre il est vrai, devenir des oocytes mûrs.*

Nous ne sommes pas honteux de notre impuissance à déterminer ce dernier point, parce que nous croyons qu'il est plus important d'avoir démontré qu'il y a *chez les oiseaux des cellules sexuelles de deux origines et que les termes de gonocytes primaires et de gonocytes secondaires sont parfaitement justifiés.*

DISCUSSION BIBLIOGRAPHIQUE.

Reprendre un à un les nombreux travaux qui se sont occupés, de près ou de loin, des gonocytes primaires serait long, fastidieux et inutile.

Nous avons, dans la première partie, dégagé les faits bien acquis ; nous avons, en outre, montré ceux qui n'étaient pas démontrés ou encore discutés.

Etant donné que nous connaissons maintenant le résultat de nos propres observations, nous sommes armé pour discuter celles de nos prédécesseurs.

Nous nous occupons d'abord des recherches qui concernent les *gonocytes primaires envisagés en eux-mêmes*, c'est à dire en dehors de la question de l'origine des gonocytes.

Signalons, à titre de rappel seulement, l'opinion de von Winiwarter et Sainmont : voyant apparaître seulement dans les cordons médullaires de l'ovaire du chat des cellules volumineuses à caractères mal définis, ces auteurs les ont identifiées avec celles décrites par la plupart des embryologistes sous le nom de « Ureier » ; mais ils ne peuvent admettre la conception d'œuf primordial. Ils croient que les éléments signalés sont des cellules qui ne s'hypertrophient que passagèrement, car bientôt ils disparaissent sans présenter des signes de dégénérescence : on ne les distingue plus, parce qu'ils redeviennent semblables aux éléments qui les entourent. Ajoutons que, peu de temps après la publication de ces recherches, Rubaschkin retrouva dans l'ébauche sexuelle indifférente les mêmes gonocytes primaires ; il montra ainsi que le chat ne constituait pas, parmi la majorité des Vertébrés connus, une exception inconcevable.

Quant à la disparition complète des « Ureier », admise par von Winiwarter et Sainmont, disons que rien de semblable ne se remarque chez le poulet : ou bien ils évoluent et deviennent des oocytes, ou bien ils involuent et l'on voit alors des traces de ce processus.

Nos observations sont à ce point de vue concordantes avec celles d'Allen.

Nous en avons suffisamment dit sur la question de la migration par mouvement actifs des gonocytes primaires. Le seul auteur récent les ayant sérieusement étudiés qui n'admet pas cette migration est von Berenberg-Gossler. Il faut avouer que l'explication qu'il tente de donner de leur déplacement par l'accroissement des tissus n'est guère suffisamment établie par nos connaissances relatives à cet accroissement. Hâtons-nous de dire que cette conclusion n'est qu'accessoire dans son travail qui est surtout une étude cytologique.

A ce dernier point de vue, il nous fournit des renseignements précieux, il attribue au manque de fonction et à l'absence de mitose l'aspect spécial des gonocytes primaires. Nos observations, qui concordent d'ailleurs à ce point de vue avec

celles de Rubaschkin, nous ont fait assister à des modifications importantes dans leur aspect, à la suite d'un réveil d'activité se manifestant par des mitoses répétées ; elles semblent donc justifier l'opinion émise par von Berenberg-Gossler. Cependant, il nous devient impossible de nous ranger à l'avis de cet auteur, quand il pense que les caractères cytologiques des gonocytes primaires, dans les stades embryonnaires de 3 et 4 jours, ne permettent pas d'admettre leur nature sexuelle. Von Berenberg-Gossler, en effet, remarque que les gonocytes primaires contiennent les mêmes éléments que les cellules somatiques. Pourquoi, alors que ce ne sont encore que des oogonie, sen serait-il autrement ? Ce qui caractérise une cellule sexuelle, ce n'est pas l'examen de ses caractères cytologiques à un moment déterminé de son existence, mais plutôt la connaissance de son évolution. Celle-ci est typique et ne permet la confusion avec celle d'aucune autre cellule, car elle aboutit à un phénomène qui lui est propre : la réduction chromatique.

L'évolution cytologique dont nous venons de parler, nous incite à rappeler les intéressantes constatations du même ordre faites par Dustin dans sa belle étude des gonocytes des Amphibiens. Il distingue quatre phases dans l'évolution des gonocytes primaires de Rana fusca, avant le moment où elles se caractérisent nettement comme cellules sexuelles, à savoir : *une phase indifférente* durant laquelle ils ne se distinguent pas des cellules du mésoderme au sein duquel ils apparaissent ; — une *phase vitellifère* où les gonocytes s'individualisent, s'accroissent et élaborent du vitellus; — une *phase d'assimilation du vitellus* : le vitellus est digéré, des modifications nucléaires semblent préluder à ces phénomènes d'assimilation, « cette phase est marquée en plus par la dégénérescence d'un nombre plus ou moins grand de gonocytes primordiaux » ; *une phase de multiplication* qui ne peut se séparer nettement de la précédente.

Les deux dernières phases, nous les avons aussi constatées chez le poulet sans pouvoir établir une limite nette entre

elles : cependant il semble que la période de multiplication y précède celle de l'assimilation deutoplasmique.

L'évolution cytologique compliquée des gonocytes primaires serait, pense Dustin, la conséquence de leur apparition précoce et de la nécessité d'assimilation du vitellus. Disons dès maintenant que « les gonocytes secondaires, dûs à la transformation des cellules péritonéales, suivent une évolution plus simple (p. 178), chez le poulet comme chez la grenouille ».

Il nous resterait à traiter, pour en finir avec les gonocytes primaires, de la question si intéressante de leur apparition aux premiers stades du développement embryonnaire, mais ce serait là sortir du cadre de nos observations, nous ne voulons pas le faire pour ne pas allonger trop cette étude.

Cela dit, nous nous occupons plus spécialement des différentes interprétations de ce problème si intéressant : l'*origine des cellules sexuelles*. Comme on sait, nous nous sommes rallié, en démontrant son exactitude, à l'opinion admise par Felix et, après de fructueuses recherches portant sur les Amphibiens et les Mammifères, admise aussi par Dustin, Kuschakewitsch et Allen : les gonocytes ont une double origine qui doit faire distinguer des gonocytes primaires et des gonocytes secondaires.

Par suite de l'interprétation spéciale que von Winiwarter et Sainmont, ont adopté vis à vis des gonocytes primaires, nous ne pouvons les adjoindre aux auteurs précités. Nous tenons cependant à faire remarquer que l'embryologie leur est redevable, dès 1900 (von Winiwarter), de la connaissance du mode de formation des gonocytes (secondaires) aux dépens de l'épithélium germinatif. Leurs minutieuses recherchez cytologiques ont montré cette origine avec la plus grande netteté. Signalons aussi, à ce propos, les soigneuses recherches de d'Hllander faites sur un matériel moins favorable à cette démonstration, le poulet, qui arrivaient à la même conclusion.

Dernièrement, Kuschakewitsch est venu ajouter une confirmation expérimentale aux faits que les études cytologiques avaient révélés : lors du développement de l'ébauche génitale d'embryons obtenus par fécondation tardive de l'œuf, il a remarqué l'absence complète de gonocytes primaires. Cette absence lui a permis d'observer avec la plus grande facilité que les gonocytes, qui se forment dans ce cas, dérivaient des cellules épithéliales de cette ébauche.

Une dernière opinion doit être envisagée maintenant : celle de Rubaschkin dont nous allons, en quelques mots, résumer les observations.

Dans ses premiers travaux, Rubaschkin étudie soigneusement la migration des gonocytes primaires pendant les premiers stades de l'ontogenèse des oiseaux et des mammifères. Il se sert, pour les reconnaître, de la coloration à l'éosine-azur, par laquelle les gonocytes primaires se teintent en rouge, alors que les cellules mésenchymatiques ambiantes sont colorées en bleu foncé (1907-1909).

Dans ses travaux ultérieurs, il recourt à d'autres procédés : il emploie les méthodes de coloration électives des chondriosomes (liqueurs de Meves et de Maximow, coloration à l'hématoxyline ferrique après mordançage par la méthode de Pall).

Dans les premiers stades de l'ontogenèse du cobaye, tous les chondriosomes ont la forme de grains ; cette forme des chondriosomes (plastosomes, Duesberg 1912) correspond au caractère indifférent des cellules qui les contiennent. Dans la suite du développement, les grains s'allongent, deviennent des filaments signalés dans de nombreuses cellules embryonnaires (Meves, Duesberg, Rubaschkin) ; cette apparition de chondriosomes filamenteux correspond, d'après Rubaschkin, à la difiérenciation des cellules primitivement indifférentes en cellules somatiques. Une seule catégorie de cellules conservent, chez l'embryon, des chondriosomes granuleux, ce sont précisément les « Urgeschlechtszellen » : de ce fait, ces éléments gardent, au cours de l'ontogenèse, un caractère indifférent (1910).

Enfin, dans son dernier travail (1912) : Zur Lehre der Keimbahn bei Saugetieren, RUBASCHKIN utilise la distinction se basant sur la forme des chondriosomes entre cellules somatiques et « Urgeschlechtszellen » pour achever son étude de l'évolution de ces dernières.

Il cherche à établir comment elles se comportent à l'intérieur des glandes génitales du cobaye, pendant tout le développement de celles-ci. Voici, rapidement résumées, les conclusions qu'il adopte : Les « Urgeschlechtszellen » ou nos « gonocytes primaires » sont, dans le testicule comme dans l'ovaire, les seuls éléments dont dérivent les oogonies et les spermatogonies. Il n'y a pas une seconde génération de gonocytes formés aux dépens des cellules de l'épithélium cœlomique (portion généralement appelée germinative) ; les cellules de cet épithélium ou organes en dérivés (cordons médullaires, cordons corticaux et « invaginations épithéliales » de VON WINIWARTER) se transforment seulement en cellules folliculeuses.

Cette conclusion, si elle était confirmée, constituerait certainement une acquisition importante dans le domaine de l'embryologie ; elle tendrait à généraliser la notion de la « lignée germinative », dont nous avons parlé au début de ce chapitre, à unifier en un type général, identique dans ses grandes lignes, les modes d'origine des cellules sexuelles dans tout le règne animal.

Hâtons-nous d'ajouter que nos conclusions sont en contradiction avec celles de RUBASCHKIN sur les points les plus importants. De plus, pour les raisons que nous allons exposer, nous sommes obligé de considérer avec la plus grande réserve, l'exactitude des faits qu'il avance.

En effet, nous ne pouvons croire que la forme spéciale des chondriosomes soit un argument suffisant pour admettre le caractère indifférent ou différencié d'une cellule. Dans l'opinion de RUBASCHKIN, toutes les cellules sexuelles ne devraient contenir que des chondriosomes en grains : il existe cependant des exemples de gonocytes où cette forme n'a

pas été observée (DUESBERG, LEVI). Nous mêmes, dans les oocytes corticaux de nos embryons de poulet, nous avons observé que les chondriosomes, amassés en un croissant entourant le centriole, ont la forme de petits batonnets courts et non de grains.

La forme granuleuse des chondriosomes des « Urgeschlechtszellen » n'est pas constante, puisqu'au moins chez le poulet VON BERENBERG et moi), elle n'existe pas : il faut avouer, d'ailleurs, que le nombre des espèces étudiées à ce point de vue est trop restreint pour permettre une généralisation ([1])

Nous ne prétendons évidemment pas qu'il n'en est pas ainsi non plus chez le cobaye : nous considérons RUBASCHKIN comme un observateur trop sérieux pour s'être trompé à cet égard : que cela étant, la forme des chondriosomes des gonocytes primaires ait pu l'aider à en faire l'étude, c'est fort possible ; mais de là, à vouloir leur reconnaître un caractère indifférencié, il y a de la marge ! La forme granuleuse des chondriosomes n'est-elle pas plutôt liée au mode spécial de locomotion de ces cellules ou au fait de l'élaboration et de l'assimilation deutoplasmique, processus dans lesquels il est fort probable que le chondriome joue un rôle ?

Ces réserves faites sur la base même des recherches de RUBASCHKIN, nous ajouterons que, pour le testicule, nous croyons sa démonstration incomplète, car il l'arrête à un moment où tous les gonocytes ne sont pas encore formés. Nous reviendrons sur ce point au cours de notre étude du testicule. Pour l'ovaire, nous eussions aimé voir traiter plus à fond le développement de cet organe chez le cobaye. Cette étude,

(*) La rédaction de ce travail était entièrement terminée, quand parut dans l'*Anatomischer Anzeiger* (Septembre 1913), une note de AUNAP, élève de RUBASCHKIN.

Cet auteur en faisant une étude cytologique des gonocytes d'un poisson osseux, Coregonus maraena, signale la même distinction de forme entre les chondriosomes des cellules sexuelles et ceux des cellules somatiques; elle est fort nette à en juger les belles images publiées. Bien qu'il trouve un nouvel exemple où cette distinction existe, AUNAP émet la même réserve que nous concernant la généralisation de ce caractère.

qui n'a pas encore été faite systématiquement dans cette espèce, est cependant le préliminaire obligé de toute étude de l'origine des cellules sexuelles. Nous pensons aussi que si RUBASCHKIN avait employé des méthodes hislogiques donnant de bonnes images de la structure nucléaire, il n'aurait pas fait fi des figures de transition si nettes qui existent entre gonocytes secondaires bien formés et petites cellules épithéliales indifférentes.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Etant donné les notions de gonocytes primaires et de gonocytes secondaires que nous avons admises, nous croyons qu'il est intéressant, à un point de vue général, de chercher à expliquer les causes de la dualité des gonocytes.

Il résulte des recherches récentes faites sur les gonocytes primaires des Amphibiens et des Amniotes (DUSTIN, ALLEN, KUSCHAKEWITSCH, POPOFF et les miennes) qu'un grand nombre d'entre eux sont frappés de dégénérescence. Ces phénomènes dégénératifs sont à certains moments si intenses qu'il est douteux que, chez les Vertébrés supérieurs, les gonocytes primaires puissent arriver à maturité.

En ce qui concerne les Poissons, nos connaissances sont moins précises ; il est fort probable que les mêmes phénomènes dégénératifs se produisent chez tous les Gnathostomes, mais à un degré moins accentué. Pour obvier aux inconvénients qui résultent de cette disparition précoce des gonocytes de la première lignée, une seconde lignée de gonocytes est nécessaire : elle est issue de la prolifération de l'épithélium cœlomique qui, de ce fait, mérite le nom d'épithélium germinatif.

Il faut donc, morphologiquement parlant, considérer les gonocytes primaires des Vertébrés comme étant un rappel phylogénique des gonocytes définitifs des classes inférieurs notamment des Cyclostomes et des Acraniens. L'épuisement graduel, dans la série phylogénique, des éléments de cette lignée

a nécessité l'apparition, au cours de l'ontogenèse, d'une seconde lignée de gonocytes, moins précoces.

Il y a lieu de se demander, comme le fait Kuschakewitsch, si ces gonocytes primaires ont un rôle à remplir pendant le développement embryonnaire, comme paraît, à priori, le faire supposer leur longue migration.

En fait, il n'y a guère d'indice d'une fonction déterminée de ces curieux gonocytes — indépendamment de ceux qui, par exception, peuvent arriver à maturité.

Les considérations cytologiques de von Berenberg-Gossler l'avaient déjà conduit à admettre toute absence de fonction. On pourrait croire que leur pénétration dans l'épithélium germinatif pourrait activer ou déterminer même, la néoformation épithéliale des gonocytes secondaires, mais cette hypothése est contredite par les observations expérimentales de Kuschakewitsch: chez Rana esculenta, obtenus par fécondation tardive, les gonocytes secondaires se différencient aux dépens de l'épithélium germinatif, alors qu'il n'y a pas trace de gonocyte primaire.

Un dernier point est à noter : nos observations nous ont montré que les gonocytes primaires du mésentère, du rete et des cordons médullaires suivent une évolution en tous points parallèle : ceux qui n'ont pas atteint l'ébauche génitale deviennent des oocytes au même moment que ceux qui y sont entrés. Ce fait nous suggère l'idée suivante : les gonocytes primaires contiennent en eux-mêmes les différents facteurs de leur évolution ; on ne peut s'apercevoir d'une influence des tissus ambiants sur leur évolution, puisque celle-ci serait évidemment différente suivant qu'elle est exercée par les cellules mésenchymatiques du mésentère ou par les cellules épithéliales de l'ovaire. Cette considération, ajoutée au fait de leur migration, plaide en faveur de *l'indépendance absolue des gonocytes primaires vis à vis des éléments somatiques qui les entourent.*

Résumé du Chapitre V.

1°) Il y a lieu d'admettre une dualité d'origine des gonocytes chez les oiseaux : les *gonocytes primaires* apparaissent très tôt au cours de l'ontogenèse, avant la formation de l'ébauche génitale définitive; les *gonocytes secondaires* se différencient aux dépens des cellules de l'épithélium cœlomique qui, de ce fait, mérite le nom d'épithélium germinatif.

2°) Les gonocytes primaires sont, dès le début de leur apparition, indépendants vis à vis des cellules qui les entourent.

Cette indépendance se marque : *a)* par la faculté que possèdent ces cellules de se déplacer, au sein des tissus, par mouvements propres, comparables à ceux des Amibes ; — *b)* par un parallélisme absolu de l'évolution de gonocytes qui occupent des tissus de nature toute différente.

3°) Les gonocytes primaires sont bien des cellules sexuelles, parce qu'ils passent par les phases typiques de l'évolution des cellules sexuelles. Ils ont la valeur d'oogonies jusqu'au 11e jour de l'incubation chez le poulet du sexe féminin.

4°) La plupart d'entre eux dégénèrent ; il est impossible de déterminer si, dans la zone corticale de l'ovaire, certains gonocytes primaires ne peuvent arriver à maturité.

5°) Ils ont surtout une valeur phylogénique : ils représentent les vestiges des éléments qui, chez les Cyclostomes et les Acraniens, arrivent à jouer le rôle d'ovules définitifs.

6°) Il semble que, — indépendamment de la possibilité d'une maturité pour certains d'entre eux — les gonocytes primaires ne remplissent pas un rôle actif au cours de l'ontogenèse.

7°) L'évolution d'un gonocyte primaire est la même, dans ses grandes lignes, chez les Amphibiens et les Oiseaux ; elle se caractérise, avant les transformations propres aux cellules sexuelles, par une phase de multiplication et une phase d'assimilation du deutoplasme.

8°) La forme granuleuse des chondriosomes qui serait, d'après Rubaschkin, spéciale aux gonocytes, ne constitue pas un caractère cytologique constant.

CHAPITRE VI.

Aperçu général du Développement de l'ovaire.

Nos recherches sur le développement de l'ovaire nous invitent à faire une étude comparative de l'organogenèse de cette glande chez les Vertébrés supérieurs.

Voici d'abord, rapidement exposé, comment se forme l'ovaire de la poule.

La première apparition d'une formation sexuelle est très précoce : elle se fait chez l'embryon à la fin du second jour, sous la forme de cellules à caractères spéciaux siégeant des deux côtés de la ligne médiane, dans la splanchnopleure du 24e au 30e somite. Ces cellules, nos gonocytes primaires, se rapprochent de la ligne médiane, pour occuper la racine du mésentère ; d'où elles gagnent le côté interne du corps de Wolff et pénètrent dans une portion déjà différenciée de l'épithélium cœlomique que l'on appelle plus spécialement ébauche génitale.

Nous interrompons momentanément cette description pour comparer cette première phase avec ce qui se passe chez les Amphibiens et chez les Reptiles. Dustin distingue, dans l'évolution des organes sexuels de ces deux classes, trois phases successives surtout bien marquées chez les Amphibiens : glandes paires primaires, glande impaire médiane et glandes paires secondaires et définitives. « Cette succession d'organes semble, dit-il, (p. 493), n'être qu'un rappel de la lignée phylogénique qui nous montre : chez l'Amphioxus, des glandes génitales paires, métamériques, correspondant aux ébauches paires primaires ; chez les Cyclostomes, une glande génitale impaire définitive ; chez les Amphibiens, la succession des trois organes ».

Dans cette hypothèse de Dustin, ce qu'on appelle généralement ébauche génitale des Amniotes correspondrait aux

glandes paires secondaires des Amphibiens. Nous l'approuvons en tous points.

L'évolution des gonocytes primaires du poulet, avant leur pénétration dans cette ébauche, correspond aux deux premières phases. Cependant, les ébauches définitives n'y revêtent pas le caractère de netteté qu'elles ont chez les Anamniotes : les gonocytes primaires ne forment pas de groupements bien définis, à localisation bien déterminée ; on ne distingue pas de métamérisation (Rubaschkin et Tschaschin) dans ce qui correspond à la première phase ; enfin, l'accumulation des gonocytes à la racine du mésentère n'est jamais suffisante pour amener la formation d'une véritable ébauche compacte, médiane, telle qu'elle se montre encore, passagèrement du moins, chez Chrysemis.

Nous continuons notre exposé du développement de l'ébauche génitale définitive chez le poulet. Au début, celle-ci n'est formée que de l'épithélium germinatif ou portion modifiée de l'épithélium cœlomique contenant les gonocytes primaires des phases antérieures.

Se forment ensuite les « connexions urogénitales », c'est à dire la future ébauche du rete ovarii ; elles se différencient au sein du mésenchyme et le matériel qui sert à leur édification est cette portion spéciale du mésoblaste qui siège au point de continuation du pédicule du somite avec la plaque latérale. Cette ébauche du rete, se formant avant les éléments parenchymatiques de l'ovaire, a son correspondant dans les groupes inférieurs. Nous ne voulons citer que les Amphibiens pour ne pas nous égarer dans des hypothèses hasardeuses. Bouin, King, Kuschakewitsch ont décrit la formation de « Genitalstränge » aux dépens du mésenchyme ; le dernier auteur ajoute qu'il n'est pas douteux, chez Rana esculenta, que les Genitalstränge ne soient une portion du tissu néphrogène. Ces observations montrent qu'il n'y a pas de différence entre eux et nos « connexions urogénitales » ; ajoutons, pour compléter l'identification, que chez la grenouille comme chez le poulet, les éléments constitutifs de ces organes ne produisent

pas de cellules sexuelles ; les gonocytes qui se trouvent dans l'ébauche du rete y ont pénétré secondairement.

Il nous semble cependant utile de mettre les embryologistes en garde contre l'emploi intempestif du terme « Genitalstränge » ou « cordons sexuels ». Jusqu'ici, ce terme avait été conservé pour désigner les éléments parenchymateux capables de produire des gonocytes, éléments dont l'origine épithélio-germinative est aujourd'hui admise. Le terme de « Genitalstränge », tel qu'il est employé chez les Amphibiens, prête à confusion et devrait être abandonné.

Nous avons déjà comparé les connexions urogénitales des oiseaux avec les formations analogues des Reptiles et des Mammifères, nous n'y reviendrons plus. (V. Ch. III).

Le rete formé, tout le restant de l'ovaire dérive de l'épithélium germinatif. Chez le poulet, comme d'ailleurs chez tous les Sauropsides et Mammifères, cette portion spéciale de l'épithélium péritonéal donne naissance, par proliférations successives, à des bourgeons cellulaires qui s'accroissent vers la profondeur. Les premiers formés, généralement mal individualisés, sont les futurs cordons médullaires de l'ovaire ; ils sont refoulés vers le hile de l'organe par les cordons épithéliaux de seconde prolifération. Ceux-ci formés, l'ovaire est, chez le poulet, constitué dans ses parties essentielles.

En réalité, ce n'est qu'à partir du groupe des Sauropsides qu'on peut parler, lors du développement de l'ovaire, de poussées successives de cordons épithéliaux. Chez les Amphibiens et d'ailleurs aussi les Poissons, il n'y a pas de cordons bien isolés, mais on voit un épaississement en masse de la zone corticale de l'ovaire, épaississement qui est, lui aussi, le résultat d'une prolifération des éléments épithélio-germinatifs. C'est dans cette masse épaissie, comme dans les cordons épithéliaux qui lui correspondent chez les Vertébrés supérieurs, que se différencient les gonocytes secondaires. L'apparition des Genitalstränge chez les Sauropsides ne constitue donc pas un processus nouveau, mais simplement une modalité nouvelle d'un processus ancien.

Poursuivons l'étude de l'évolution de l'ovaire. Que va devenir l'ensemble de ces composants épithéliaux ? Il subira une évolution dans deux directions opposées : un processus évolutif qui amène une différenciation cellulaire et prépare les éléments sexuels ; un processus régressif qui se développe concommitament au premier et peut l'emporter sur lui (c'est le cas pour les cordons médullaires qui disparaissent complètement). Dans les cordons corticaux, au contraire, le processus évolutif prédomine.

Si nous comparons ce développement de l'ovaire du poulet à celui des Mammifères, nous voyons que, dans leur essence, ils sont absolument les mêmes.

Chez ces derniers aussi, tous les organes épithéliaux, provenant de l'épithélium germinatif, sont l'objet d'évolutions de sens contraire. Mais le développement de l'ovaire étant beaucoup plus long, la lutte entre les deux processus est également plus prolongée : elle aboutit à la régression complète des cordons médullaires et plus ou moins complète des cordons corticaux. La disparition totale ou partielle de ces seconds organes exige la production d'une troisième catégorie de formations qui sont dus à une nouvelle prolifération de l'épithélium germinatif : ce sont les « invaginations épithéliales » de von Winiwarter et Sainmont.

L'ovaire des mammifères est, du fait de l'apparition de ces derniers éléments, plus différencié que celui des oiseaux ; ce n'est là qu'une conséquence de son développement plus long qui permet une action prolongée davantage d'un processus caractéristique de l'ovaire en voie de développement : processus d'involution atteignant les organes à n'importe quel moment de leur évolution.

Si maintenant nous envisageons plus spécialement les œufs dans l'ovaire, nous verrons qu'ils participent aussi à ces processus généraux. Un nombre énorme d'œufs se différencient dans les cordons épithéliaux et s'y accroissent ; un petit nombre d'entre eux seulement arrivent à maturité, en

raison du processus de dégénérescence qui en atteint beaucoup. Cette surproduction d'œufs dans l'ovaire, ainsi que leur mort à différents états de développement, a fait dire à von Hansemann qu'il existe une véritable lutte entre les œufs, expression qui, si l'on envisage le résultat de l'antagonisme des deux processus, nous semble justifiée.

Nous pensons qu'ici encore la notion du temps doit jouer un rôle capital : plus les œufs apparaissent de façon précoce, c'est à dire plus éloignés du moment où, arrivés à maturité, ils peuvent être utilisés, plus ils auront de chances d'être la proie des phénomènes de dégénérescence. C'est ainsi que les oocytes médullaires et aussi, chez les Mammifères du moins, la majorité des oocytes corticaux n'arrivent pas à maturité ; pour la même raison, nous croyons que les gonocytes primaires, c'est à dire les premiers gonocytes formés, auront bien peu de chances d'être utilisés comme œufs définitifs.

Nous voyons par ces quelques considérations générales, basées sur des faits d'observation bien acquis, qu'il est aisé de situer le groupe des oiseaux dans un cadre général du développement de l'ovaire chez les Vertébrés.

30 Juillet 1913.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

AIME P. — Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire chez quelques mammifères. *Thèse Nancy 1907* et *Arch. de Zool.. expérim. et génér.*, quatrième série, t. VII, N° 3, p. 95, 1907.

ALLEN B. M. — 1. The embryonic development of the ovary and testis of the Mammalia. *Amer. Journ. Anat.*, vol. 3, p. 86, 1904.

ID. 2) The embryonic development of the rete-cords and sex-cords of Chrysemis. *Idem*, vol. 5, 1905.

ID. 3) The origin of the sex-cells of Chrysemis. *Anat. Anz.*, Bd. 29, 1906.

ID. 4) An important period in the history of the sex-cells of Rana pipiens. *Idem*, Bd. 31, 1907.

ID. 5) A statistical study of the sex-cells Chrysemys. *Idem*, Bd. 30, 1907 a.

ID. 6) The origin of the sex-cells of Amia and Lepidosteus. *Anatomical Record*, vol. 3, 1909.

ALTMANN . — Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig, 1890 u. 1894.

ANCEL P. et BOUIN P. — Rayons X et glandes génitales. *La Presse médicale,* N° 29, 1907.

ID. Sur la fonction du corps jaune.— Méthodes de recherches et Action du corps jaune vrai sur l'utérus (Deux notes préliminaires). *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LXVI, Mars 1909.

ATHIAS M. — Observations cytologiques sur l'ovaire des mammifères. I. Les cellules interstitielles de l'ovaire chez le Cobaye (fœtus à terme et nouveau-né). *Anat. Anz.*, Bd. XXXIX, p. 238, 1911.

BALFOUR F. M. — On the structure and development of Vertebrate ovary. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 18, N. S., 1878.

BEARD J. — The germ-cells. Part. I. *Journ. Anat. and Phys.*, vol. 38, 1904.

van Beneden. — Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. *Archives de Biologie*, t. I, 1880.

von Berenberg Gossler H. — Die Urgeschlechtszellen des Hühner-embryos am 3. und 4. Bebrütungstage, mit besonderer Berücksichtigung der Kern- u. Plasmastrukturen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 81, Abt. II, p. 24, 1912.

Bohi U. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei Salmoniden. *Morph Jahrb.*, Bd. 32, 1904.

Born. — *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1874. (Cité d'après van der Stricht).

Bornhaupt Th. — Untersuchung über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. *Inaug. Diss. Dorpat.*, 1867.

Bouin M. — Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. *Archives de Biologie*, t. XVII, 1900.

Boveri Th. — Die Entwicklung von Ascaris megalocephala, mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. *Festschrift f. C. v. Kupfer*, Jena, 1899.

Brauer A. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. — 3. Die Entwicklung der Excretionsorgane. *Zool. Jahrbuch*, *Anat. Abt.*, Bd. 16, 1902.

Braun Max. — Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. *Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg*, Bd. 2, 1877.

Buchner P. — Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn. Ovogenese und Spermatogenese. *Festschr. f. R. Hertwig*. Jena, 1910.

Buhler A. — Geschlechtsdrüse der Säugetiere. *Handbuch der vergl. und experim. Entwickl. der Wirbeltiere, von O. Hertwig*, Bd. 3.

Casparro E. — Osservazioni sull' origine delle cellule sessuali nell Gongylus ocellatus. *Monitore Zoologico Italiano*, vol. 19, 1908.

Child. — The Development of germs-cells from differentiaded somatic cells in Monieza. *Anat. Anz.*, Bd. 29, p. 592, 1906.

Coert H. J. — Over de Ontwikkeling en den Bouw van de Geslachtsklier bij de Zoogdieren meer in het bijzonder van den Eierstok. *Diss. inaug. Leiden*, 1898.

Cohn F. — Zur Histologie und Histogenese des Corpus luteum und des interstitiellen Ovarialgewebes. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXII, 1903.

Dantschakoff. — Unters. über die Entwickl. von Blut u. Bindegewebe bei den Vögeln. *Arch. f. mikr. Anat.*, 73, p. 117, 1909 — 1.

Id. Ueber die Entwicklung des Knochenmarks bei den Vögeln und über ..... *Arch. f. mikr. Anat.*, 74, p. 855, 1909 — 2.

d'Hollander. — Recherches sur l'ovogenèse, sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. *Arch. d'anat. microsc.*, t. 7, p. 117, 1904.

Dodds G. — Segregation of the Germ-cells of the Teleost. Lophius. *Journ. of morph.*, vol. 21, N° 4.

Dustin. — Recherches sur l'origine des Gonocytes chez les Amphibiens. *Arch. de Biol.*, vol. 21, p. 411, 1907.

Id. L'origine et l'évolution des Gonocytes chez les Reptiles. *Arch. de Biol.*, vol. 25, p. 495, 1910.

Duesberg, J. — Plastosomen « Apparato Reticolare Interno » und Chromidialapparat. *Ergeb. der Anat. und Entwickl., von F. Merkel u. R. Bonnet*, Bd. 20, 1912.

Duval M. — Atlas d'embryologie. Editeur Masson, 1889.

Egli Th. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. I. Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. *Inaug. Diss. Zürich*, 1876.

Eigenmann. — On the precocius segregation of the sex-cells of Cymatogaster aggr. *Journ. morph.*, vol. 5, 1891.

Id. Sex différentiation in the viviparous teleost Cymatogaster. *Arch. f. Entw. Mech.* Bd. 4, p. 125, 1897.

Federow. — Ueber die Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. *Anat. Anz.*, Bd. 31, p. 219, 1907.

Felix. — 1. Die Entwicklung der Keimdrüsen.— Die Entwicklung der Harnorgane. *Hertwigs Handbuch*, 1906.

Id. 2. *Handb. der Entwickgs. des Menschen, Keibel u. Mall*,, Bd. II, 1911.

Fick R. — Vererbungsfrage, Reduktions- und Chromosemenhypothesen, Bastardregeln. *Ergeb. der Anat. u. Entw.*, Bd. 16, p. 1, 1906.

Fraenkel L. — Die Funktion des Corpus luteum. (Cité d'après von Winiwarter).

FUSS. — Ueber die Geschlechtszellen des Menschen und der Säuge-tiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 81, Abt. II, p. 1, 1912.

GEMMILL J. F. — Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Anat Abt.*, Jahrg. 1896.

GANFINI. — Sulla structura e sviluppo delle cellula interstiziali dell' ovaia. *Arch. Ital. di Anatomia e di Embryol.*, vol. VII, fasc. 3, 1909.

GRAEFE E. — Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefässe beim Hühnchen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 67, p. 143, 1906.

VON HANSEMANN. — Ueber den Kampf der Eier im Ovarium. *Arch. f. Entw. Mech.*, 1913.

HARZ W. — Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXII, 1883.

HAECKER V. — Die Keimbahn von Cyclops. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. 49, 1897.

HEGNER. — The origin and early history of the germ-cells in some Chrysomelid beetles. *Journal of Morphol.* N° 20, 1909.

HERTWIG Oscar. — *Allgemeine Biologie.* Gustav Fischer, éditeur, 1906.

HIS. — Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstocks. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 1, 1865.

HOFFMANN C. K. — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 44.

ID. Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. *Idem,* Bd. 46, 1889.

ID. Etude sur le développement de l'appareil urogénital des oiseaux. *Verh. Kon. Akad. Wet. Amsterdam*, 1892.

JANOSIK J. — 1. Histologisch embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl.,* Bd. 91, 1885.

2. Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. *Idem*, Bd. 99, 1890.

JARVIS M. — The Segregation of the germ-cells of Phrynosoma cornutum (première note). *Biol. Bull. of the Mar. Biol. Lab. Woods. Holl. Mass.*, vol. 15, 1908.

JUNGERSEN H. F. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. *Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, Bd. 9, 1889.

Keibel. — Ueber den Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung der Wirbeltiere. *Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre*, 1906.

Kerens. — Recherches sur les premières phases du développement de l'appareil excréteur des amniotes. *Arch. de Biol.*, t. 22. 1905.

King H. D. — The Oögenesis of Bufo lentignosus. *Journ. of Morph.*, vol. 19, 1908.

Kooliker A. — Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig, 1861.

Kuschakewitsch S. — Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. *Festschr. f. R. Hertwigs*, 1910. p. 63.

Laulanie J. — Sur les connexions embryogéniques des cordons médullaires de l'ovaire avec les tubes du corps de Wolff et leur homologie avec les tubes séminifères chez les mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, sér. 8, p. 3.

Leplat G. — Recherches sur le développement de la structure de la membrane vasculaire de l'œil des oiseaux. *Arch. de Biol.*, t. XXVII, p. 404, 1912.

Limon M. — Etude histologique et histogénique de la glande interstitielle de l'ovaire. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. V, p. 155, 1902.

Loisel G. — Les phènomènes de sécrétion dans les glandes génitales. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, N° 40, 1904.

von Mihalkovics. — Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amioten. *Intern. Monatsschr. der Anat. und Histol.*, Bd. 2, 1885.

Nussbaum M. — Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 18, 1880.

Id. Zur Entwicklung des Geschlechts beim Huhn. *Anat. Verhandlungen*, 1901.

Paladino G. — A propos de la question controversée relative à l'essence du corps jaune. *Arch. Ital. de Biol.*, 1903.

Peter X. — Normentafeln zur Entwicklungsgesch. der Zahneidechse. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelt., H. 4, 1904.

Poll H. — Die vergl. Entwickelungsgesch. der Nebennierensysteme der Wirbeltieren. *Handb. der vergl. u. experim. Entw. der Wirbeltieren, v. O. Hertwig*, Bd. 3.

POPOFF, N. — L'ovule mâle et le tissu interstitiel du testicule chez les animaux et chez l'homme. *Arch. de Biol.*, t. 24, p. 433, 1909.

ID. Le tissu interstitiel et les corps jaunes de l'ovaire. *Idem*, t. 26, p. 483, 1911.

PRENANT A. — Contribution à l'histogenèse du tube séminifère. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. 4, 1889.

REGAUD et DUBREUIL. — Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire chez le Lapin. *Bibliogr. Anat.*, t. 16, p. 169, 1906.

REGAUD et MAWAS. — Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les Mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, 1909.

RUBASCHKIN W. — Ueber das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vogelembryonen. *Anat. Hefte*, Bd. 35, p. 241, 1907.

ID. Ueber die Urgeschlechtszellen bei Säugetieren. *Id.*, Bd. 39, p. 603, 1909.

ID. Chondriosomen u. Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. *Id.* Bd. 41, p. 399, 1910.

ID. Zur Lehre von der Keimbahn bei Säugetieren. *Id.* Bd. 46, p. 345, 1912.

SAINMONT G. — Recherches relatives à l'organogenèse du testicule et de l'ovaire chez le chat. *Arch. de Biol.*, t. 22, 1905.

SCHAPITZ R. — Die Urgeschlechtszellen von Amblyostoma. Ein Beitrag zur Kenntnis der Keimbahn der urodelen Amphibien. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 79, 1912.

SCHMIEGELOW, E. — Studien über die Entwickl. des Hodens und Nebenhodens. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.*, 1882.

SCHREINER K. E. — Ueber den Entwickl. der Amniotenniere. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 71, 1912.

SCHULIN K. — Zur Morphologie des Ovariums. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 19, 1881.

SKROBANSKY K. — Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Säugetiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 62, p. 607, 1903.

SEMON R. — 1. Die indifferente Anlage der Keimdrüse beim Hühnchen u. ihre Differenzierung zum Hoden. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, N. E., Bd. 13, 1887.

2. Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. *Id.*, Bd. 19, 1892.

SONNENBRODT. — Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 72, p. 415, 1908.

SOULIE A. H. — Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les Vertébrés supérieurs. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. 39, p. 198, 1903.

SPEHL et POLUS. — Premières ébauches génitales chez l'axolotl. *Comptes rendus de l'Assoc. des anatomistes*, 1911, p. 22.

THOMSEN E. — Die Differenzierung des Geschlechts und das Verhältis der Geschlechter beim Hühnchen. *Arch f. Entw.-Mech. der Organ.*, Bd. 31, 1911.

TSCHASCHIN S. — Ueber die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vögelembryonen. *Anat. Anz.*, Bd. 37, p. 621, 1910.

VAN DER STRICHT O. — Sur le processus de l'excrétion des glandes endocrines : Le corps jaune et la glande interstitielle de l'ovaire. *Arch. dc Biol.*, t. XXVII, p. 585, 1912.

WALDEYER W. — Eierstock und Ei. Leipzig, 1870.

ID. Die Geschlechtszellen. Im *Handb. d. Entw. von Hertwig O.*, 1906.

WEISMANN. — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena, 1885.

WIECHMANN. — Ueber die Entstehung der Urogenitalverbindung und die Bedeutung der Müllerschen Genitalgänge bei der Säugetiere. *Anat. Hefte*, Bd. 45, p. 631, 1912.

VAN WYHE J. W. — Ueber das Mesodermsegment des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 33, 1889.

VON WINIWARTER H. — Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (lapins et homme). *Arch. de Biol.*, t. 17, p. 33, 1901.

ID. La constitution et l'involution du corps de Wolff et le développement du canal de Müller dans l'espèce humaine. *Arch. de Biol.*, t. 25, p. 169, 1910.

Id. Contribution à l'étude de l'ovaire humain. *Id.*, p. 683.

ID. Des résultats du traitement conservateur de l'ovaire dans ses rapports avec la sécrétion interne. *Scalpel*, N° 49, 1911.

ID. Das interstitielle Gewebe der menschlichen Ovarien. *Anat, Anz.*, Bd. 33, p. 1, 1908.

VON WINIWARTER et SAINMONT. — Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). *Arch. de Biol.*, t. 24, p. 1, 1908-1909.

Woods F. A. — Origin and Migration of the germ-cells in Acanthias. *Améric. Journ. Anat.*, vol. 1, 1902.

Levi. — I condriosomi dei gonociti. *Monot. Zool. Italiano*, 1912.

Id. I condriosomi nell' oocyti degli Anfibi. *Id.*

Aunap E. — Ueber die Chondriosomen der Gonocyten bei Knochenfischen. *Anat. Anz.*, Bd. 44, 1913.

EXPLICATION DES FIGURES

Tous les dessins sont faits à la chambre claire d'Abbé, le papier se trouvant à la hauteur de la platine du microscope.

Pour les figures de 1 à 12, 33 et 34, on a fait usage d'un microscope Reichert avec condensateur d'Abbé ; pour les autres d'un microscope Zeiss. Les microphotographies sont faites au moyen d'un appareil Zeiss.

Planche I.

Fig. 1. — Gross. : Obj. N° 3, Oc. 4, Embryon âgé de 95 heures fixé au Zenker. Vue d'ensemble d'une coupe transversale du tronc faite au niveau de la région sexuelle.

N. B. *Les figures de 2 à 12 sont orientées de telle sorte que la ligne médiane est à gauche de chacune d'elles et verticalement placée.*

Fig. 2. — Gross.: Obj. N° 5, Oc. 4. Embryon âgé de 95 heures, fixé au Zenker. Coupe transversale au niveau de la portion céphalique de la région sexuelle. Elle intéresse le premier cordon de Mihalkovics dirigé dorso-ventralement et de dedans en dehors.

Fig. 3. — Même gross. Même embryon. Coupe transversale au niveau de la portion moyenne de la région sexuelle. Le neuvième cordon de Mihalkovics est intéressé : il se dirige de dehors en dedans.

Fig 4. — Même gross. Même embryon. Coupe transversale faite au niveau de la portion caudale de la région sexuelle. Les dernières connexions urogénitales se dirigent ventro-dorsalement.

Fig. 5. — Même gross. Embryon âgé de 85 heures, fixé au Flemming. Coupe transversale faite au niveau de l'ébauche de la capsule surrénale. La figure montre un cordon cellulaire se détachant de l'épithélium péritonéal au niveau du sillon surrénal.

Fig. 6. — Même gross. Embryon âgé de 4 jours fixé au Zenker. Coupe faite au même niveau que la précédente. Les cordons surrénaux s'engagent entre les glomerules malpighiens et la veine interne du corps de Wolff.

Fig. 7. — Même gross. Même embryon. La coupe passe par la portion caudale de l'ébauche surrénale. Le sillon surrénal n'est plus marqué. Les cordons surrénaux passent parfois sur le côté interne de la veine sous-cardinale.

Fig. 8. — Même gross. Embryon âgé de 4 jours, fixé au liquide de Zenker. Coupe transversale faite au niveau de l'ébauche génitale. Celle-ci n'est indiquée que par l'épithélium germinatif. Les glomérules malpighiens sont à peine ébauchés.

Planche II.

Fig. 9. — Même gross. Embryon âgé de 4 jours, fixé au Flemming. Coupe transversale faite au niveau de l'ébauche génitale dans sa moitié antérieure. L'organe de Mihalkovics est formé : la figure montre la distinction entre les cordons surrénaux bien limités et les connexions urogénitales.

Fig. 10. — Même gross. Embryon âgé de 95 heures, fixé au Zenker. Coupe transversale passant par l'ébauche génitale. On voit un bourgeon cellulaire se détachant de la masse des connexions urogénitales et se dirigeant vers l'ébauche surrénale à la constitution de laquelle il participe probablement.

Fig. 11. — Même gross. Embryon âgé de 85 heures, fixé au liquide de Flemming. Coupe transversale faite au niveau de la région sexuelle. On assiste à la condensation, sous l'épithélium germinatif, des cellules mésenchymatiques qui vont former les connexions urogénitales.

Fig. 12. — Même Gross. Embryon agé de 5 jours, fixé au Zenker. Coupe transversale de l'ébauche génitale. Les connexions urogénitales sont entièrement constituées ; l'épithélium germinatif donne naissance, ce qui est rare à ce stade, à un cordon sexuel,

Fig. 13. — Gross : Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 8. Embryon âgé de 10 1/2 jours, fixé au liquide de Hermann. La figure montre deux cordons médullaires voisins de la région du hile qui sont creusés d'une cavité médullaire.

Fig. 14. — Gross. : Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 8. Embryon âgé de 13 jours, fixé au Flemming. L'évolution des cordons médullaires est plus avancée ; leurs cellules se chargent de gouttelettes graisseuses. En haut et à droite, un gonocyte primaire.

Fig. 15. — Même gross. Embryon âgé de 18 jours, fixé au liquide de Flemming. Coupe passant par la région voisine du hile de l'ovaire : des gonocytes médullaires sont rassemblés par groupes. Entre les cordons médullaires creusés de cavités se trouvent des amas de cellules interstitielles.

Fig. 16. — Même gross. Même embryon. Dans la zone médullaire de l'ovaire les groupes d'oocytes sont nombreux et se détachent facilement des tissus ambiants : à l'intérieur d'une cavité médullaire, se trouve un oocyte médullaire dont le noyau est au stade deutobroque.

Planche III.

Fig. 17. — Gross. : 62 D. Embryon âgé de 8 1/2 jours. Vue schématique d'une coupe transversale de l'ébauche sexuelle.

Fig. 18. — Même Gross. Embryon âgé de 9 jours. Même explication.

Fig. 19. — Même gross. Embryon âgé de 10 1/2 jours. Même explication.

Fig. 20. — Même gross. Embryon âgé de 15 jours. Même explication. La zone corticale ne s'étend pas sur tout le pourtour de l'ébauche ovarique. Le système des lacunes est très développé.

Fig. 21. — Même Gross. Poussin âgé de 2 jours. Vue schématique d'une coupe transversale d'un jeune ovaire. On remarque, en outre, l'ébauche du rete et les cordons interstitiels disséminés dans la zone médullaire.

Fig. 44. — Dessin montrant l'aspect macroscopique de l'ovaire d'une poule âgée de 4 mois. On peut constater les rapports de cet organe avec les lobes supérieurs des reins.

PLANCHE IV.

Fig. 22. — Embryon âgé de 11 jours. Microphotographie donnant l'aspect général de l'ébauche ovarique. La portion périphérique de la zone médullaire est constituée par des cordons cellulaires pleins.

Fig. 23. — Embryon âgé de 15 jours. Microphotographie montrant l'aspect général de l'ébauche ovarique lorsque le système des lacunes est plus développé.

Fig. 24. — Embryon de poulet âgé de 15 1/2 jours, fixé au liquide de Meves et coloré à la méthode de Benda. Microphotographie donnant l'aspect de l'ébauche ovarique pendant l'envahissement leucocytaire.

Fig. 25. — Embryon de 18 jours, fixé au Flemming. Microphotographie montrant spécialement les cordons interstitiels disséminés dans la zone médullaire.

Fig. 26. — Gross. : Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 4. Poussin âgé de 3 jours, fixé au Flemming. Dans une cavité médullaire se trouve un amas volumineux de cellules médullaires en dégénerescence graisseuse (la graisse a été en partie dissoute par le xylol.). Deux oocytes, au stade leptotène, sont encore bien conservés.

Fig. 27. — Gross.: Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 8. Embryon âgé de 8 1/2 jours, fixé au liquide de Hermann. Un cordon médullaire, mieux isolé du tissu mésenchymatique que d'ordinaire, renferme un gonocyte primaire au stade de la plaque équatoriale d'une division mitosique.

Fig. 28. — Gross. : Homog. Imm, 1/12, Oc. comp. 6. Embryon âgé de 8 1/2 jours, fixé au Hermann. Un groupe de gonocytes primaires, ayant subi des modifications cytologiques qui suivent leur multiplication, se trouve au milieu des cellules mésenchymatiques du mésentère.

Fig. 29. — Embryon âgé de 18 jours, fixé au Flemming. Microphotographie d'une coupe transversale du tronc au niveau des ébauches ovariques. Celle de gauche est beaucoup plus développée. Sur la ligne médiane se voit un fragment du mésentère.

Fig. 30. — Gross.: Homog. Imm. 1/2. Oc. comp. 4. Même embryon et même coupe que dans la figure précédente. On voit à un plus fort grossissement le fragment du mésentère représenté sur cette coupe; il contient des gonocytes primaires.

Fig. 31. — Poussin âgé de 3 jours. Microphotographie montrant les rapports anatomiques du rete et de l'ébauche ovarique.

Fig. 32. — Gross.: Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 4. Même embryon et même coupe. La région du rete, déjà représentée dans la figure précédente, montre à ce grossissement des gonocytes primaires au milieu de ses cellules indifférentes.

Planche V.

Fig. 33. — Gross. : Obj. 6, Oc. comp. 6. Embryon âgé de 6 1/2 jours, fixé au Hermann. Vue d'ensemble de l'épithélium germinatif proliférant une première fois pour former les « cordons sexuels ».

Fig. 34. — Même gross. Même embryon. Un cordon médullaire en voie de formation ; ses limites vis à vis des tissus ambiants ne sont pas toujours nettes.

Nig. 35. — Gross.: Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 6. Embryon de 18 jours, fixé au Flemming. Coupe passant par la zone médullaire de l'ovaire. Elle montre un amas de cellules interstitielles du premier type décrit, amas au sein duquel se trouvent, par exception, deux gonocytes médullaires. En bas et à droite se voit un gonocyte isolé dans une cavité médullaire.

Fig. 36. — Même gross. Même embryon. Groupe de cellules interstitielles du deuxième type décrit adjacent à un cordon de 2de prolifération où se voient de nombreux ovocytes.

Fig. 37. — Gross. Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 12. Embryon âgé de 5 jours, fixé au liquide de Meves. Un gonocyte primaire se préparant à sortir de l'épithélium germinatif.

Fig. 38. — Même gross. Embryon âgé de 8 1/2 jours. Un gonocyte primaire en division montre aux deux pôles du fuseau l'accumulation des gouttelettes vitellines.

Fig. 39. — Gross. Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 8. Embryon âgé de 11 1/2 jours, fixé au liquide de Meves et coloré au krystallviolet. Deux gonocytes primaires, siégeant dans l'épithélium péritoneal en dehors de l'ébauche génitale, montrent l'aspect filamenteux de leurs chondriosomes.

Fig. 40. — Gross. : Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 12. Embryon âgé de 5 jours, fixé au liquide de Flemming. Un gonocyte primaire, ressemblant à un leucocyte, sort de l'épithélium germinatif pour pénétrer dans la masse sous-jacente des connexions urogénitales.

Fig. 41. — Même gross. Embryon de poulet âgé de 100 heures, fixé au Hermann. Coupe de l'épithélium germinatif montrant un gonocyte primaire en voie de migration.

Fig. 42. — Même gross. Embryon âgé de 8 1/2 jours, fixé au Hermann. La migration par mouvements propres des gonocytes primaires permet à ceux-ci de se trouver dans les travées conjonctives de l'ébauche génitale, même après formation des cordons médullaires. C'est ce que montre cette figure. Notons en outre la réduction des dimensions de ce gonocyte, si on le compare à ceux figurés à des stades plus jeunes, fig. 37, 40 et 41.

Fig. 43. — Gross.: Homog. Imm. 1/12. Oc. comp. 8. Embryon âgé de 5 jours. On assiste à la sortie en masse des gonocytes primaires hors de l'épithélium germinatif. En un point de la coupe, on semble voir un entrainement des cellules de cet épithélium.

Fig. 44. — (Voir planche III).

Etude sur quelques phases du développement de la muqueuse gastrique,

PAR

MAURICE DE LAET

(Travail fait à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Bruxelles).

(Planche XIV et 1 figure dans le texte).

INTRODUCTION.

Le développement ontogénique du tube digestif passe successivement par trois grandes phases dont chacune constitue une étape nettement caractérisable tant par les aspects qu'elle offre que par le rôle bien défini qu'elle joue dans la genèse de cet organe.

On peut grouper dans la première période l'ensemble des processus qui aboutissent à la formation d'un tube intestinal clos, délimité par l'épithélium hypoblastique reposant sur une couche de mésenchyme condensé.

La troisième période, elle, est caractérisée par l'édification des replis et des villosités définitifs ainsi que des diverses glandes avec la structure fonctionnelle qu'elles ont chez l'adulte.

Entre ces deux phases de son évolution, la muqueuse, ou plus particulièrement l'épithélium intestinal, subit des transformations spéciales, transitoires ou préparatoires, dont l'étude fera l'objet de ce travail. Bien que, dans leur allure générale, ces modifications soient les mêmes dans les différentes régions du tube digestif, nous ne les envisagerons que dans l'estomac pour des raisons que nous ferons valoir plus loin.

La délimitation chronologique de cette seconde période ne peut être établie de façon précise parce que, chez un même embryon, les diverses régions de la muqueuse digestive ne sont pas arrivées au même stade de leur développement ; c'est ainsi que, en ce qui concerne spécialement l'estomac, nous aurons l'occasion de démontrer que les premières modifications importantes débutent dans la région pylorique et les parties voisines ; elles ne se propagent qu'ensuite, et avec une intensité décroissante, à la région du fundus. Chez le lapin, on peut suivre les diverses étapes de cette évolution entre le 15e et le 20e jour. L'imprécision augmente encore du fait que ces processus se relient par des transitions à la 1re et à la 3e période.

En parcourant la bibliographie relative au développement du tube digestif, on constate que la formation de l'hypoblaste, la fermeture du tube digestif, la délimitation de ses différentes parties, les déplacements qu'elles subissent au cours du développement, ont fait l'objet de nombreux travaux, chez les Mammifères et chez l'homme, et sont, somme toute, assez bien connus. Il en est de même pour ce qui a trait à ce que nous avons appelé la 3e période, caractérisée par la formation des papilles et des villosités, par l'histogenèse de l'épithélium et des glandes définitives. Peut-être, en ce qui concerne ce dernier point, nos connaissances devraient-elles être encore précisées par l'application des idées et des méthodes les plus récentes de la cytologie, mais, d'une façon générale, les documents que nous possédons sont nombreux et satisfaisants. En revanche, la littérature est très pauvre pour tout ce qui se rapporte à la période transitoire qui nous occupe ici tout spécialement. On a cru généralement que l'épithélium ne faisait que s'adapter passivement aux déplacements des organes et se bornait à proliférer selon les besoins de leur croissance. C'était une erreur : plusieurs travaux récents, que nous allons passer en revue, l'ont nettement démontré en nous révélant des faits d'un incontestable intérêt, grâce auxquels certains auteurs purent même expliquer l'origine de

diverses lésions et malformations que l'anatomie pathologique a relevées parfois chez l'homme.

C'est surtout à Tandler, dont le travail date de 1900, que nous devons les premières notions précises sur le sujet qui nous occupe. L'auteur a exclusivement étudié le duodénum ; il a pu, pour cela, disposer d'une assez bonne série d'embryons humains depuis 7 mm. jusqu'à 21,6 mm. Nous donnerons de ce travail un rapide aperçu.

Chez un embryon de 10 mm. environ, l'épithélium duodénal, juste au-dessus de l'embouchure du canal pancréatique dorsal, se montre fortement stratifié. Il peut même arriver que, sur certaines coupes, son épaississement soit tel que la lumière ait complètement disparu. Chez des embryons plus avancés, de 11, 12 ½, 14 ½ mm., ce processus gagne en intensité et se propage au-dessus et en-dessous du point où il se localisait primitivement. Grâce à d'abondantes proliférations épithéliales, la lumière intestinale primitive ou bien disparaît, ou bien se trouve découpée en cavités irrégulières dont les unes sont complètement closes, dont les autres communiquent plus ou moins largement avec leurs voisines. Chez l'embryon de 14,5 mm., le duodénum, spécialement à son point de continuité avec l'estomac, offre, en coupes transversales, l'aspect d'une masse pleine de cellules polyédriques, creusée de cavités irrégulières, disposées sans ordre. Plus tard, chez un embryon de 19 mm., ces cavités se sont agrandies et certaines ont conflué ; *peut-être* même s'en est-il formé de nouvelles au sein de la masse épithéliale. Ces grandes vacuoles sont alors séparées par des tractus épithéliaux qui s'amincissent au fur et à mesure que les cavités s'accroissent.

Chez un embryon de 20 mm., ces tractus sont rompus et la cavité duodénale se trouve ainsi reconstituée. Mais il faut bien noter que c'est là une cavité de néoformation, qui n'a avec l'ancienne que des rapports très éloignés. Plus aucune relation n'existe même entre elles dans les régions où, à un moment donné, la lumière primitive a été, pendant un temps plus ou moins long, complètement obturée.

Pendant tout ce travail, le mésoderme a simplement orienté ses éléments (stades de 14 et 15 mm.) de façon à ébaucher la musculature ; il n'a en tous cas pris aucune part à la constitution des travées épithéliales qui entouraient les vacuoles. L'auteur, qui a pu confirmer ces données chez le rat et le cobaye, en a tiré des conclusions intéressantes en ce qui concerne l'étiologie de l'astrésie du duodénum.

Ces faits, rapportés par Tandler, étaient, à cette époque, absolument neufs. Cependant on savait depuis longtemps, grâce aux recherches de Balfour et de bien d'autres, que dans l'œsophage des Sélaciens, des Amphibiens, des Reptiles et des Oiseaux, et dans l'intestin des Poissons, il existe un stade dans lequel la lumière est totalement oblitérée.

O. Schultze, dans son édition du traité d'embryologie de Kölliker, a reconnu que, chez des embryons humains de 8 semaines, l'œsophage est en grande partie oblitéré par des proliférations épithéliales.

D'autre part, dans le gros intestin de l'embryon de cobaye, Mme Shirman avait déjà vu, en 1898, entre les villosités primaires, purement épithéliales, des anastomoses courtes et grêles. Mais, faute de stades suffisamment jeunes, l'auteur n'a pu en préciser la signification. Elle croit cependant « *qu'on peut admettre* » que les villosités se forment par creusement d'une masse épithéliale compacte remplissant plus ou moins complètement la lumière intestinale. Quant aux anastomoses, elles seraient des vestiges de ce processus grâce à un creusement incomplet ou irrégulier.

Depuis leur publication, les recherches de Tandler furent reprises et contrôlées par plusieurs auteurs ; en même temps que l'on vérifiait le processus qui se déroule dans le duodénum, et qui en explique l'atrésie congénitale, on recherchait si rien de semblable n'existe dans l'œsophage, y amenant les mêmes conséquences.

C'est ainsi que Filimowski (1901) a pu, chez le lapin et le chien, confirmer la plupart des résultats obtenus par Tandler. Pour lui, cependant, une partie des vacuoles qui

reconstitueront la cavité définitive procèdent « *peut-être* » de l'atrophie et de la liquéfaction de quelques cellules de la masse épithéliale compacte.

Kreuter (1905) sur le même matériel d'embryons humains que Tandler, retrouve, comme ce dernier, l'oblitération temporaire de la cavité duodénale et sa reconstitution ultérieure. Mais son attention se porte spécialement sur le développement de l'œsophage. Il y trouve des images totalement analogues à celles du duodénum. Le creusement de la lumière définitive s'y fait par un processus de vacuolisation d'une masse cellulaire pleine, née de la prolifération de l'épithélium primitif sans participation du tissu conjonctif sous-jacent. L'origine des vacuoles ne doit pas, pour Kreuter, être attribuée à de la dégénérescence d'amas cellulaires localisés, mais bien à un écartement des éléments épithéliaux pour une cause qui, du reste, demeure imprécise. Ce travail, d'ailleurs, comme ceux de ses prédécesseurs, est fort dépourvu de détails histologiques un peu délicats.

Un matériel d'embryons humains, plus complet que ceux dont usèrent les auteurs dont il a été question jusqu'ici, permit à Forssner (1907) de faire une étude un peu plus détaillée. L'auteur reconnaît que, dès les plus jeunes stades, l'épithélium intestinal est pluristratifié.

Chez l'embryon de 10 mm., dans la partie supérieure du duodénum, l'épithélium prolifère activement, quelques vacuoles closes y apparaissent, la lumière intestinale est réduite. A 17 mm., entre la portion de l'intestin grêle voisine du pylore et l'embouchure du canal cholédoque, la lumière se trouve découpée par des tractus épithéliaux ; de-ci, de-là, il y a même oblitération complète. Plus tard (embryons de 20 et 21 mm.), l'épithélium se régularise, la lumière reparaît, étoilée, bordée de plis logitudinaux constitués d'épithélium pariétal et d'un axe de tissu conjonctif. — Ultérieurement, ces plis se découpent en villosités. — Des processus de prolifération et de vacuolisation analogues se retrouvent, mais plus tardivement, dans l'œsophage. Tout ceci n'est donc, encore une fois, qu'une confirmation des observations

de TANDLER et de KREUTER. Toutefois, FORSSNER pense qu'il y a deux espèces de vacuoles : les unes, d'origine cellulaire, creusées par liquéfaction dans une masse compacte d'éléments épithéliaux, les autres nées simplement de l'écartement des cellules. Malheureusement, les détails histologiques font complètement défaut et il est difficile de trouver, dans le texte, la preuve des assertions de FORSSNER. L'auteur confirme ses recherches en les étendant au rat, au chat, au hérisson, à quelques embryons d'Oiseaux, de Reptiles et de Sélaciens, où il retrouve l'oblitération de l'œsophage et d'une partie de l'intestin, par des transformations semblables à celles qu'il a décrites chez l'embryon humain. Toutefois, cette partie du travail de FORSSNER manque, dans bien des cas, de bases suffisantes.

Mais malgré cet ensemble de recherches qui les confirmaient, les observations de TANDLER ne furent pas toujours admises sans conteste.

SCHRIDDE (1908), qui a pu étudier une série d'embryons humains de 8, 12,4, 13, 16, 21, 26, 28 et 35 mm., affirme qu'à aucun stade il n'y a de prolifération épithéliale vraiment importante et qu'en tous cas, jamais la lumière primitive n'est complètement oblitérée.

Tout ce qu'il remarque, c'est la présence de petites dépressions localisées, au niveau desquelles l'épithélium est simple et plus ou moins cubique, tandis que dans le restant de la paroi il est stratifié ; il ne pense pas que ce soit là le vestige du processus de vacuolisation décrit par ses prédécesseurs. Pourtant, chez un embryon de 21 mm., il a trouvé quelques « ponts épithéliaux » découpant la lumière œsophagienne. Ces tractus, toujours grêles et courts, peu nombreux (29 au stade de 21 mm.), disparaissent rapidement, en même temps qu'apparaissent de nombreuses fossettes à épithélium simple.

Cette observation est importante parce qu'elle démontre que, selon toutes probabilités, la divergence d'opinions qui existe entre SCHRIDDE et KREUTER, résulte de ce que le premier n'a pas eu à sa disposition les stades principaux

pendant lesquels se déroulent les étapes de la reconstitution de la cavité œsophagienne. Il est, du reste, à peine contestable que les ponts épithéliaux et les fossettes qu'il a vus ne sont que les vestiges d'un processus beaucoup plus accusé à des stades qui lui ont fait défaut. Ce que je viens de dire à propos de l'œsophage s'applique aussi aux observations de Schridde sur le développement du duodénum. Il dit n'avoir jamais vu une oblitération complète, mais il a cependant trouvé des ponts épithéliaux beaucoup plus nombreux que dans l'œsophage et découpant irrégulièrement la lumière. Il n'y a donc nul doute que si Schridde avait basé ses recherches sur un matériel plus complet et mieux sérié, ses conclusions eussent été fort différentes.

Dans un travail fort étendu, basé surtout sur des reconstructions de la muqueuse des diverses parties du tube digestif, Johnson (1910) prend, en quelque sorte, une position intermédiaire entre Schridde d'une part, Tandler et ses successeurs d'autre part. Dans l'œsophage, l'auteur nie, comme Schridde, qu'il y ait jamais oblitération complète de la lumière primitive. Néanmoins, chez l'embryon humain comme chez celui d'autres Mammifères (porc, rat, lapin), sa paroi épithéliale se montre à un moment donné (embryon humain de 19 mm.) fort épaissie et creusée de lacunes ou de vacuoles dont les unes sont closes, tandis que les autres s'ouvrent dans la cavité centrale. Cette ouverture se généralise, d'ailleurs, à des stades plus avancés, reconstituant ainsi une lumière définitive qui se montre étoilée sur la coupe transversale à cause de la présence de plis longitudinaux, vestiges des travées qui séparaient les vacuoles les unes des autres. Ces plis sont, au début, purement épithéliaux ; ce n'est que plus tard qu'un bourgeon mésodermique pénètre dans leur axe. Dans le duodénum et, d'une façon générale, dans l'intestin grêle, en signalant des faits analogues mais plus accentués, Johnson confirme dans ce qu'il a de plus important le travail de Tandler. Nous nous arrêterons un peu plus longuement à la partie des recherches de Johnson qui ont trait au développement de la muqueuse gastrique et des vil-

losités primaires qui s'y forment. Il est, en effet, le seul chercheur qui ait étudié dans l'estomac les phénomènes que tant d'auteurs s'étaient bornés à suivre dans le duodénum et l'œsophage. Sa description est d'ailleurs assez sommaire et, comme on le verra, fort incomplète.

Sur un embryon de 7 ½ mm., l'épithélium stomacal est constitué dans les régions cardiale et pylorique de 2 à 3 couches de cellules cylindriques basses, tandis qu'elles sont hautes dans la partie fundique. A 19 mm., l'épithélium montre une surface irrégulière et se creuse d'un grand nombre de petites vacuoles. Le mésoderme garde cependant une surface lisse. Plus tard, les vacuoles deviennent de plus en plus rares, tandis que le nombre des sillons et dépressions augmente.

Chez l'embryon de 55 mm. la surface de l'épithélium est parcourue par de nombreux plis, séparés par des sillons de direction généralement longitudinale. A ce moment l'épithélium est devenu simple ; il s'est donc produit un remaniement des cellules épithéliales aboutissant à la formation des fossettes et des sillons superficiels, d'une part, et d'autre part à l'apparition de sillons et de fossettes correspondantes à la surface basale de l'épithélium. Ces derniers sont naturellement comblés par du mésenchyme. Toutes ces transformations donnent à la surface de l'estomac son aspect caractéristique : des sillons anastomosés délimitent des champs polygonaux, qui ont plus ou moins l'aspect de villosités. Ces dernières sont surtout larges et hautes dans la région du pylore, moins dans celle du fundus.

Ces recherches de Johnson, évidemment fort incomplètes, n'analysent pas d'assez près le mode de formation des vacuoles intraépithéliales, leur localisation, leur extension, la façon dont elles disparaissent. Les détails de cytologie sont rares et insuffisants. On ne voit pas notamment dans la description de l'auteur comment l'épithélium, de stratifié qu'il est dans les jeunes stades, devient simple ultérieurement, ni comment s'établissent les relations définitives entre le mésoderme et l'épithélium qui le revêt.

De l'ensemble des travaux dont il a été question jusqu'ici résulte donc ce premier groupe de faits :

1°) Que l'épithélium de l'œsophage, de l'estomac et du duodénum subit d'abord une prolifération qui en fait un épithélium *stratifié*.

2°) Que cette stratification peut aller, dans le duodénum et l'œsophage tout au moins, jusqu'à l'*oblitération* complète de la lumière primitive.

3°) Que la cavité digestive définitive, beaucoup plus grande que la primitive provient, en tout ou en partie, de la *formation de vacuoles* dans l'épithélium épaissi ou dans la masse compacte qui obture la cavité. Bientôt ces vacuoles confluent et s'ouvrent dans cette cavité qu'elles agrandissent d'autant.

4°) Qu'à ce moment les travées épithéliales qui séparent les vacuoles les unes des autres et de la cavité primaire, persistent sous forme de *plis ou de papilles* que nous appellerons *primaires*, parce qu'elles sont exclusivement épithéliales. Le mésoblaste, en pénétrant ultérieurement dans leur axe, leur donne leur composition définitive.

Mais il résulte aussi de l'exposé historique que je viens de faire et qui se rapporte, je le répète, à une période qui précède celle de l'histogenèse de l'épithélium définitif et des glandes, d'une part que l'estomac a été presque complètement négligé dans cette étude par tous les auteurs et, d'autre part, que les notions cytologiques sur la formation et la disparition des soit-disant vacuoles, sont fort rudimentaires. Nous ne connaissons non plus que d'une façon imparfaite le rôle et la signification réels de toutes ces formations. Et pourtant si, comme il est probable, ces processus sont en rapport avec l'accroissement en surface de l'épithélium, il apparaît à première vue que l'estomac en permettra une étude spécialement fructueuse. C'est cette étude que nous avons tentée et dont les résultats seront énoncés dans les pages qui vont suivre. Un mot encore, toutefois, avant de passer à cet exposé: la question de savoir si l'épithélium de l'estomac est au début

simple ou stratifié a fait l'objet de nombreuses discussions de la part des auteurs qui, il y a 15 ans et plus, ont étudié le développement de la muqueuse gastrique. En réalité, ces litiges n'ont plus de raison d'être et seul un intérêt historique s'attache encore à eux. Quand l'ébauche de l'estomac vient de se constituer, sa cavité est délimitée par un épithélium cylindrique *simple* ou à peu près. Plus tard, et notamment dans la période qui fait l'objet de ce travail, l'épaississement qu'il subit, parfois même considérable en certains endroits, le rend *stratifié*. Mais aux derniers stades que nous étudierons il se *simplifie* de nouveau et c'est à ce moment précis que les glandes vont faire leur apparition. Chacune de ces phases correspond bien à une des trois périodes dont je traçais brièvement les caractères généraux au début de cette introduction. Il n'y a donc dans toute cette discussion qu'une simple question de stade pris comme point de départ.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Mes recherches ont pour objet le lapin où les faits se présentent avec une grande netteté et dont on peut se procurer sans difficulté des embryons à tous âges. J'ai constitué ainsi une série très complète d'embryons de 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 27, 28 et 29 jours de gestation que j'ai complétée par des estomacs prélevés à de jeunes lapins de 1 jour et 1 ½ jour après la naissance.

Jusqu'au stade de 20 jours, les embryons furent immergés in toto dans le liquide fixateur, après ouverture préalable de la paroi abdominale et mise à nu de l'estomac. Au delà

de 20 jours, l'estomac fut disséqué et fixé isolément ; enfin, aux stades de 25 jours et plus, la poche gastrique fut vidée au préalable du mucus qui la remplissait, par une incision longitudinale et par un lavage dans la solution physiologique de chlorure de sodium. Le liquide fixateur employé fut principalement celui de Bouin (avec et sans alcool) ; quelques estomacs furent en outre fixés dans les liquides de Flemming, de Zenker et de Bensley. Les pièces, enchâssées dans la paraffine furent débitées en coupes sériées de dix, cinq et quatre μ. Leur orientation fut, le plus souvent, transversale (c'est à dire perpendiculaire à l'axe de l'œsophage) ; certaines pièces, toutefois, furent coupées dans le plan frontal. Mais l'orientation transversale est beaucoup préférable, car elle fournit un bien plus grand nombre de coupes normales par rapport à la surface de l'épithélium.

Les coupes furent colorées, pour la plupart, à l'hématoxyline ferrique et éosine (procédé de HEIDENHAIN). J'ai parfois employé l'hématoxyline ordinaire avec l'éosine comme teinte de fond, ou bien la fuchsine acide et l'orange, le mucicarmin, etc. C'est la méthode de HEIDENHAIN qui donne les préparations les plus claires et les plus démonstratives.

Une bonne partie des préparations dont j'ai pu disposer ont été faites, dans le laboratoire de M. le Professeur BRACHET, par M. P. PASTIELS que les circonstances empêchèrent dans la suite d'achever ce travail. J'ai ajouté de nombreuses séries à celles qu'il avait déjà faites et qu'il a bien voulu mettre à ma disposition. Je ne voudrais point commencer l'exposé des faits avant d'avoir exprimé à M. le Professeur BRACHET toute ma gratitude pour la précieuse collaboration dont il voulut bien m'honorer à l'occasion de ces recherches.

PARTIE DESCRIPTIVE.

Nous prendrons comme point de départ de notre étude l'embryon de lapin de 15 jours. Les stades antérieurs sont, en effet, suffisamment connus.

La muqueuse stomacale, à ce moment, se compose d'une couche de mésoderme encore peu différencié, revêtu par un épithélium cylindrique dont la surface est plane. Les éléments mésodermiques forment sous l'épithélium une première couche dont les cellules sont, en général, irrégulièrement étoilées ou fusiformes. Cette zone de mésenchyme tranche en clair sur celle qui l'entoure et dont les éléments, serrés les uns contre les autres, forment une masse plus compacte : c'est l'ébauche de la musculature de l'estomac (fig. 1). Je ne la signale que pour mémoire ; son évolution ne sera pas étudiée dans ce travail.

L'épithélium est partout cylindrique et *stratifié* mais cette stratification est plus ou moins accentuée suivant les régions. La série des coupes montre, en effet, la superposition irrégulière de 3 à 5 couches cellulaires dans la région pylorique, de 2 à 3 couches seulement dans les autres régions (*cf.* fig. 2 et 9). De même, l'aspect des cellules épithéliales et leur disposition diffèrent déjà à ce stade suivant qu'on les examine dans la région du grand cul-de-sac et le long de la grande courbure, ou bien dans l'antre pylorique, ou encore aux environs du cardia. Il est, par conséquent, nécessaire d'étudier chacune de ces régions en particulier.

Nous décrirons en premier lieu et de façon très complète la région pylorique. Elle est, en effet, et de beaucoup, la plus intéressante : c'est là que nous avons pu observer quelques faits nouveaux qui nous ont paru assez importants pour justifier la publication de ce travail. Le grand cul-de-sac et le cardia seront décrits plus sommairement et surtout dans un but de comparaison.

a.) Région pylorique.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, l'épithélium au premier stade que nous décrirons (15 jours) est cylindrique et stratifié en 3 à 5 couches ; en tous cas, on voit sur les coupes, les noyaux disposés en 3, 4 ou même 5 rangs bien distincts (fig. 2).

Le protoplasme de ces cellules, après fixation au Bouin, est spongieux ; les mailles du réticulum sont occupées par un liquide clair qui ne prend aucune matière colorante. Les noyaux sont irrégulièrement ovalaires, ordinairement allongés perpendiculairement à la surface de l'épithélium, c'est à dire suivant le grand axe de la cellule (fig. 3). Examinée à un faible grossissement, la plus grande partie de la portion pylorique de l'estomac offre déjà un aspect très caractéristique (fig. 1).

Les noyaux y sont, en général, répartis en deux couches séparées par une bande claire, fréquemment interrompue par des ponts, au niveau desquels des traînées de noyaux réunissent la couche superficielle et la couche profonde. Cette disposition s'atténue et s'efface progressivement à mesure que l'on se rapproche de la partie moyenne du corps de l'estomac.

En examinant cette structure à un plus fort grossissement, on constate (fig. 3) que l'épithélium est, en réalité, composé de la façon suivante : contre le mésenchyme, encore exclusivement formé de cellules étoilées et anastomosées, s'applique une couche régulière de cellules cylindriques dont les noyaux sont disposés sur un seul rang. Une ligne brillante, sorte de basale (dans la constitution de laquelle le mésenchyme n'entre pour rien) limite ces cellules à leur face profonde. Du côté de la cavité de l'estomac, l'épithélium se constitue de 2 ou 3 rangées de cellules irrégulièrement cylindriques, moulées les unes sur les autres, dont les noyaux moins nettement ovalaires sont, d'une façon générale, tassés au voisinage de la surface libre de l'épithélium. Les corps cellulaires, dans la partie où ils constituent cette surface, montrent une sorte

de cuticule très fine, brillante, sans trace de striation. Là, le protoplasme est peu abondant ; la plus grande partie en est dirigée vers la profondeur et y forme, en s'engrenant avec les extrémités correspondantes des cellules basales, la bande claire intraépithéliale signalée plus haut. Il semble vraiment, si l'on examine ce stade et les fig. 1 et 3, que dans toute la région distale de l'estomac qui s'étend jusqu'à son embouchure dans le duodénum, il se soit produit un *renversement de la polarité cellulaire* dans les couches superficielles de l'épithélium. Les éléments de ces couches ne limitent pas, en effet, la cavité de l'estomac par ce que l'on appelle habituellement leur sommet, mais plutôt par une base élargie contenant le noyau et du protoplasme peu abondant, tandis que la partie apicale de leur corps, allongée et progressivement amincie, vient s'unir et s'engrener avec les extrémités correspondantes des cellules qui reposent directement sur le mésenchyme. Il eut été intéressant de retrouver dans ces éléments des centrioles ou des diplosomes, qui auraient pu par leur situation nous éclairer complètement au sujet de la polarité réelle de ces cellules. Mais nous n'avons pu les déceler. D'autres raisons d'ailleurs, que nous ferons valoir plus loin, montreront suffisamment le bien fondé de notre interprétation.

Cette transformation de l'épithélium cylindrique stratifié ordinaire en un épithélium « à deux couches basales » ne se présente, même dans la région pylorique, que par zones localisées, plus ou moins étendues, les unes assez longues, les autres beaucoup plus courtes, et séparées par d'autres, plus étroites, où l'épithélium a conservé les caractères qu'il a dans le restant de l'estomac ; comme le montre bien la fig. 3, par exemple, ce sont les « ponts de noyaux » dont nous parlions en décrivant la fig. 1.

En examinant de plus près la structure épithéliale dans ces zones où deux bandes nucléaires en délimitent une troisième, claire et purement protoplasmique, on peut observer d'autres détails encore, fort intéressants et qui sont le début

d'un processus qui, plus tard, prendra une importance beaucoup plus considérable.

Nous avons déjà dit que le protoplasme des cellules est spongieux ; il l'est surtout dans la bande protoplasmique intraépithéliale. Là, on voit manifestement qu'il est rempli de gouttelettes, incolorées par les réactifs employés et qui sont parfois de taille suffisante (fig. 3) pour déprimer les noyaux à leur contact. Cela rend naturellement les limites cellulaires très imprécises, mais on les retrouve avec un peu d'attention. Il résulte de cette disposition que les cellules de l'épithélium de la région pylorique, déjà chez des embryons de 15 jours, élaborent un produit qui s'accumule en assez grande abondance dans leur cytoplasme. Mais il y a plus encore : non seulement les cellules secrètent, mais elles commencent au stade qui nous occupe, à excréter leur produit, et le liquide clair qui sort par leurs extrémités apicales vient s'accumuler entre elles en formant de place en place, au sein de la bande moyenne, de petites vacuoles, closes de toutes parts, qui écartent les éléments contigus. Ainsi s'explique le renversement de la polarité que nous avons signalé plus haut. Il correspond au début d'une phase de l'activité sécrétoire de l'épithélium stomacal, pendant laquelle le produit de sécrétion n'est pas déversé dans la cavité digestive mais s'accumule, transitoirement — comme nous le verrons ultérieurement — dans l'épaisseur même de l'épithélium.

Les processus que nous venons de décrire n'étant encore qu'à leur début chez l'embryon de 15 jours, nous ne préciserons leur topographie qu'après avoir décrit des stades plus avancés. Pour le moment, bornons-nous à dire qu'on ne trouve les aspects décrits ci-dessus que dans la partie de l'estomac immédiatement voisine du pylore. En dehors de cette zone (et bien avant d'arriver au fundus : fig. 1) l'épithélium redevient cylindrique stratifié, avec ses caractères habituels tels que le montre la fig. 2.

Chez l'embryon de 16 jours, les modifications épithéliales que nous venons de suivre, ont envahi une partie plus grande de la future portion pylorique et se sont même propagées

vers le cardia. En même temps, elles ont évolué dans les régions où elles existaient déjà et notamment dans la partie de la face ventrale de l'estomac qui précède immédiatement l'intestin et le duodénum. Là les vacuoles intraépithéliales sont devenues plus nombreuses et plus grandes, en même temps qu'ont apparu quelques détails nouveaux. La fig. 5 en représente un endroit particulièrement démonstratif.

Le mésenchyme reste délimité par une ligne régulière, plane ; le derme de la muqueuse future est, comme aux stades précédents et à de nombreux stades ultérieurs, formé de cellules étoilées ou fusiformes, plus ou moins aplaties là où elles s'appliquent contre la couche la plus profonde des cellules épithéliales. L'épithélium montre encore, au faible grossissement, les bandes ou les taches claires, disséminées sans ordre apparent, entre les deux bandes riches en noyaux, que les « ponts nucléaires » unissent entre les zones anucléées. Mais dans celles-ci, les vacuoles, dont nous avons observé l'origine chez l'embryon de 15 jours, sont devenues plus nombreuses, plus grandes, souvent aussi plus rapprochées les unes des autres; les cellules qui les entourent vers le mésenchyme et vers la cavité stomacale sont généralement rangées en épithélium et disposées en sens inverse, leur extrémité apicale délimitant la paroi vacuolaire. Le long de leur paroi latérale, la forme des cellules est plus irrégulière ; les éléments y sont souvent obliques ou incurvés, montrant ainsi des dispositions intermédiaires entre celles des couches superficielles et profondes.

J'ai dit plus haut que les vacuoles sont agrandies et plus nombreuses. La raison est que le processus d'excrétion qui débutait au stade de la fig. 3 s'est poursuivi. Les grosses gouttelettes qui parsemaient le corps des cellules, comme le montre cette figure, n'existent plus sur la fig. 5. Le protoplasme est encore spongieux mais à mailles très serrées délimitant des alvéoles très fines. La comparaison des fig. 3 et 5 montre clairement qu'entre les deux stades, les cellules épithéliales ont exprimé par leur extrémité apicale, la plus grande partie du liquide qu'elles contenaient. De là, la diffé-

rence dans l'aspect de ces cellules et l'augmentation des vacuoles intraépithéliales en volume et en nombre. Aussi dans cette région, la bande claire intermédiaire que l'on voit sur la fig. 1 constituée en majeure partie de protoplasme, est-elle presque exclusivement formée, à présent, par les vacuoles qui ont pris la place du protoplasme spongieux. En somme donc, les cellules qui, pendant un certain temps, avaient accumulé dans leur substance fondamentale un produit clair, transparent et certainement liquide, l'ont expulsé assez brusquement dans la zone moyenne de l'épithélium et leur protoplasme a repris son aspect normal.

Mais un autre processus important se reconnait aussi sur la fig. 5 et s'accentuera encore dans la suite.

Dans les endroits où l'épithélium est simplement cylindrique stratifié, toutes les mitoses siègent exclusivement dans le voisinage immédiat de la surface libre (fig. 2, 9, 10). C'est là, du reste, une règle absolument générale pour les épithéliums en voie de croissance et qui est établie et admise depuis fort longtemps. Toutefois, dans les zones de l'épithélium pylorique où la double stratification des éléments y forme une couche protoplasmique moyenne, interposée entre les deux strates riches en noyaux, et surtout quand les vacuoles s'y sont formées, on voit (fig. 3 et 4) des mitoses apparaître dans la zone *moyenne* de l'épithélium. Rares à cet endroit avant l'apparition des vacuoles (fig. 2), elles deviennent beaucoup plus nombreuses et se localisent exclusivement parmi les éléments qui entrent dans la constitution de la paroi vacuolaire (2 exemples dans la fig. 4 ; v. aussi fig. 5).

Cette prolifération explique l'augmentation en hauteur de l'épithélium (comparez les fig. 3 et 4) et, partiellement tout au moins, l'accroissement des vacuoles.

Cette localisation spéciale des mitoses est intéressante, parce qu'elle nous paraît en rapport avec le changement de polarité de beaucoup de cellules épithéliales, auquel nous avons assisté au stade précédent et qui s'est poursuivi et accentué au stade de 16 jours. Elle nous indique aussi que les limites vacuolaires ont la valeur de « surfaces libres » puisque les

cellules qui les constituent se comportent vis à vis d'elles, au point de vue de la prolifération mitosique, comme les éléments épithéliaux, en général, le font à l'égard de la superficie de l'épithélium ; la suite de la description montrera, d'ailleurs, que les vacuoles seront bientôt incorporées à la cavité même de l'estomac.

Avant de poursuivre plus loin l'interprétation de ces processus, il est indispensable d'en continuer l'étude sur quelques embryons plus âgés.

Aux stades de 17, 19 et 20 jours, les phénomènes qui ont été décrits jusqu'ici se propagent dans des régions plus éloignées du pylore et dont nous donnerons la topographie exacte un peu plus loin ; en même temps, ils se poursuivent dans les endroits où ils avaient déjà débuté. L'épaisseur de l'épithélium s'accroît dans de notables proportions (fig. 4 et 5), grâce au concours de deux facteurs : 1°) prolifération par mitose des éléments épithéliaux et spécialement de ceux qui limitent les vacuoles ; 2°) augmentation de volume de celles-ci par l'accumulation de plus en plus grande de liquide dans leur intérieur.

Le premier de ces facteurs, que les fig. 4 et 5 montrent en action, nous est connu ; il ne fait que se poursuivre et nous n'y reviendrons pas.

En ce qui concerne le second, il me paraît incontestable que les cellules épithéliales qui bordent les vacuoles ont continué à élaborer le liquide qui les remplit. Qu'il y ait là un phénomène de liquéfaction et de filtration, ou un processus secrétoire véritable, peu importe : l'augmentation du liquide ne peut provenir que de l'activité de l'épithélium lui-même. En effet, jusqu'au stade dont il est question ici, toutes les vacuoles sont rigoureusement closes et exclusivement intraépithéliales ; on n'en voit aucune qui communique avec la cavité de l'estomac. D'autre part, il est non moins certain que des vacuoles voisines confluent. La fig. 4, qui représente l'une des plus grandes vacuoles que nous ayons pu observer, montre encore des traces nettes des ponts qui séparaient les trois ou quatre vacuoles dont la réunion a produit la vaste lacune que le

dessin représente. Sous la pression produite par l'accumulation du liquide, ces ponts s'étirent, s'amincissent et se rompent. Il est aisé de retrouver dans les préparations, les détails de ce processus.

Enfin, la même figure montre que ces vacuoles, largement distendues, sont près de la fin de leur période d'accroissement. Les cellules qui les séparent de la cavité de l'estomac ont perdu leur aspect épithélial, ne constituent plus qu'une paroi amincie, formée de cellules irrégulières, parfois cubiques ou aplaties. Du côté du derme, au contraire, dont la surface est restée parfaitement plane, l'épithélium est épais, cylindrique stratifié. Il l'est plus encore dans les zones intervacuolaires, ainsi que le montrent les bords de la fig. 4 et la fig. 6 prise à un stade plus avancé. *Or, on ne trouve nulle part de cellules en dégénérescence.* On doit donc conclure que les éléments de ce que nous pouvons appeler la voûte des vacuoles ont été, par l'accroissement même de ces dernières, refoulées vers la périphérie et sont venus ainsi renforcer les parties compactes de l'épithélium.

* * *

Avant de poursuivre, nous dirons un mot de la topographie de la région vacuolaire de l'épithélium stomacal.

Dans le texte ci-contre a été reproduite une reconstitution de la moitié supérieure de l'estomac d'un embryon de 17 jours. Cette reconstitution a été faite par la superposition graphique de dessins de coupes également espacées, pris à la chambre claire. La région des vacuoles est indiquée par une teinte grise.

Comme on le voit, elle occupe entièrement la région du pylore proprement dit (*A*), et se prolonge vers le duodénum. De là, elle s'étend en bas et à gauche en envahissant une petite partie de la grande courbure, la face dorsale et surtout la face ventrale de l'estomac, environ jusqu'à l'union de ses deux tiers gauches avec son tiers droit. Elle remonte ensuite, en s'amincissant, vers le cardia où elle se continue, d'une part dans l'œsophage, d'autre part, mais sur une courte étendue,

à gauche du cardia dans la direction du fundus. Il sera question plus loin de ce dernier territoire. Par conséquent, la petite courbure et la partie correspondante de la face



Schéma d'une reconstitution graphique, par superposition de coupes également espacées, de la partie supérieure d'un estomac de 17 jours. La partie teintée correspond à la région vacuolisée (A). La région B correspond au fundus. La partie C est celle qui entoure le cardia.

dorsale de l'estomac d'une part, le fundus tout entier et la majeure partie de la grande courbure d'autre part, ne participent pas aux processus qui ont été décrits jusqu'ici.

* * *

Nous avons laissé l'étude de la région pylorique chez des embryons de 19 à 20 jours au moment où la plupart des vacuoles, fortement distendues, souvent confluentes, voyaient leur voûte s'amincir progressivement du fait que les cellules qui la constituaient, refoulées vers la périphérie, s'incorporaient aux septa qui les séparent les unes des autres. Sur des embryons de 20 jours, on trouve même, par-ci par-là, que cette voûte se rompt sur une certaine étendue, mettant ainsi la vacuole en communication directe avec la cavité stomacale. Ce processus se poursuit et se généralise pendant les 22e et 23e jours. Il aboutit à la formation de ce que nous appellerons les *villosités primaires*. Comme son mécanisme est un

peu différent au niveau des vacuoles de taille petite ou moyenne et au niveau des grandes lacunes comme celle que représente la fig. 4, chacun des deux cas sera examiné en particulier.

Les fig. 6 et 7 montrent clairement comment, entre deux vacuoles voisines, une villosité primaire se forme. Dans la fig. 6, la vacuole de gauche s'ouvre largement dans la cavité digestive et l'on voit encore, au niveau des lèvres de cette ouverture, les traces du déplacement actif des éléments qui la constituaient antérieurement et qui, glissant les uns à droite, les autres à gauche, viennent stratifier encore et épaissir l'épithélium qui forme le fond et les parois vacuolaires. Dans la vacuole de droite, la voûte existe encore, mais on assiste là au retrait des cellules ; on a l'impression nette qu'elles tendent à venir s'accumuler au sommet de la grosse papille épithéliale qui occupe le centre du dessin.

La fig. 7 reproduit un aspect très analogue ; on y voit, au centre, une papille épithéliale limitée par deux espaces, qui ne sont que les restants de deux vacuoles dont l'une, déjà ouverte, communique complètement avec la cavité stomacale tandis que l'autre ne s'y ouvre encore que par une fente étroite ; celle-ci passe entre la convexité de la papille et une languette d'épithélium qui la recouvre encore mais dont les cellules, en voie de rétraction, ne tarderont pas à être incorporées à une papille voisine.

C'est à ces papilles massives, constituées d'un épithélium haut, cylindrique stratifié et qui ne sont, en somme, que les travées épithéliales intervacuolaires, les septa, les « ponts » des stades antérieurs que l'on doit donner le nom de *villosités primaires*.

Exclusivement épithéliales d'abord, elles se transforment en *villosités secondaires* ou *définitives* quand, issu du mésenchyme sous-jacent, un cône mésodermique pénétrera dans leur axe.

En ce qui concerne les grosses vacuoles, résultant de la confluence de plusieurs petites, le processus est un peu différent mais par des détails seulement. Quand la voûte disparaît,

incorporée dans les villosités qui limitent la vacuole, les bosselures du plancher, visibles dans la fig. 4, qui ne sont, encore une fois, que les vestiges des « ponts » intervacuolaires avant la confluence, deviennent plus saillants. Leurs éléments s'élèvent, s'allongent, peut être à cause d'un tassement que l'épithélium subit du fait de l'incorporation de cellules nouvelles ; sûrement, en tous cas, grâce à l'activité caryokinétique des cellules de ces élévations (*cf.*, fig. 10 qui donne très exactement l'aspect décrit ici).

Ces bosselures ne tardent pas à devenir aussi élevées que les autres. L'apparition des villosités primaires étant donc, dans la région pylorique, en rapport avec l'existence préalable de vacuoles, il en résulte que bientôt, chez des embryons de 24 jours, l'épithélium de cette région de l'estomac est constitué d'une succession d'élévations qui lui donnent un aspect très caractéristique. Sa surface libre est toute hérissée de ces villosités, séparées par des fentes ou des espaces étroits et relativement égaux à ce stade comme taille et volume, malgré les différences appréciables que l'on peut relever, en raison de ce qui a été dit plus haut. Sa face profonde, au contraire, qui repose sur le mésenchyme, est encore parfaitement plane : toutes les villosités sont massives et constituées d'épithélium pur.

Tout ce que je viens de décrire s'observe, avec des différences d'ordre purement chronologique, dans toute la région teintée en gris dans la figure de la page 373.

Pendant le 24e jour, on ne constate guère qu'un accroissement, en hauteur surtout, des villosités primaires ; les fentes intervilleuses s'approfondissent, par conséquent, d'autant. Cet accroissement répond à une activité caryokinétique très accentuée. (*cf.*, fig. 10)

Mais, dès le 25e jour, on trouve d'abondantes mitoses dans les éléments mésodermiques immédiatement sous-jacents à la couche basale de l'épithélium ; en même temps quelques-uns de ces éléments s'insinuent au centre des élévations primaires, entre les hautes cellules pyramidales qui en forment le revêtement superficiel. Chaque villosité possède

bientôt son axe de mésenchyme et le derme de la muqueuse prend aussi le même aspect villeux qu'offre la surface épithéliale. Dès ce moment, les villosités primaires sont devenues définitives ou secondaires (fig. 8). La pénétration du tissu conjonctif a eu pour résultat non seulement d'élever encore les villosités, de les rendre plus larges et plus saillantes, mais encore et surtout d'en simplifier la composition en rendant l'épithélium unistratifié (fig. 8). L'engagement du mésoderme dans l'axe de la villosité primaire en a, en effet, écarté, disloqué les cellules : il a repoussé vers la périphérie celles qui occupaient la base ou le centre, de telle sorte que, finalement, l'amas cellulaire compact s'est trouvé transformé en une rangée bien régulière de cellules cylindriques arrivant toutes à la surface libre de l'épithélium et dont l'extrémité profonde repose sur une sorte de basale formée par les cellules les plus superficielles du mésenchyme, aplaties en une lamelle endothéliale continue. A partir de ce moment, et dans la région que nous venons d'étudier, l'épithélium stomacal est *cylindrique simple*. Stratifié, ainsi que nous l'avons vu, dans les jeunes stades, il doit cette simplification au concours de trois facteurs : formation des vacuoles, édification des villosités primaires, apparition des villosités secondaires qui, successivement, soit en délaminant l'épithélium, soit en allongeant les cellules, soit encore en augmentant l'étendue de la base d'implantation, diminuèrent le nombre de couches cellulaires superposées.

* * *

C'est à ce stade que l'histogenèse proprement dite de la muqueuse stomacale commence. Dès le 26e ou le 27e jour, le mucicarmin teinte légèrement des amas de fines granulations occupant les extrémités libres des cellules cylindriques et indiquant le début de la sécrétion muqueuse. Au fond des espaces intervilleux des proliférations cellulaires s'ébauchent qui amèneront la formation des glandes.

Cette période de développement a fait l'objet de nombreux travaux et, notamment, dans ces derniers temps, de celui de E. Kirk (1910). Nous ne nous en occuperons guère ici,

car elle soulève d'autres questions que celles que nous avons voulu traiter et nécessite du reste pour son étude une technique spéciale.

* * *

Conclusions. — Avant d'examiner dans le fundus et dans la région du cardia l'ensemble des stades que nous venons de décrire dans la portion pylorique, il nous paraît utile de tirer quelques conclusions des faits que nous avons pu observer.

Les différents processus qui se succèdent entre le 15e et le 25e jour, n'ont d'autre résultat que d'accroître la surface *utile* de l'épithélium stomacal, sans que les dimensions de la cavité proprement dite subissent de ce fait une augmentation sensible. Mais les transformations qui concourent à cet accroissement sont très particulières et très intéressantes. Elles montrent, en effet, que c'est l'épithélium qui joue le rôle initial et prépondérant dans cette ontogenèse, puisque ce que nous avons observé est, en quelque sorte, une croissance intraépithéliale ; le tissu conjonctif ne fait que se modeler secondairement sur l'endoderme en épousant ses formes et en s'insinuant entre les masses épithéliales. Son rôle est donc d'assurer le soutien et la nutrition de l'épithélium. Une autre constatation s'impose : chez tous nos embryons, la cavité stomacale n'est nullement virtuelle, elle est, au contraire, large et remplie d'un liquide qui, dès les stades de 24 ou 25 jours, contient des quantités notables de mucus et qui est évidemment le même que celui que renferment les vacuoles intraépithéliales dont la formation prépare celle des villosités. Or, nous avons montré que ce liquide est le produit d'une véritable secrétion des éléments épithéliaux. Dès lors, nous sommes en droit d'admettre qu'à des stades beaucoup plus reculés, quand l'ébauche de l'estomac commence à apparaître sous forme d'une dilatation du tube digestif, cette ébauche est, elle aussi, le résultat de l'activité sécrétoire des cellules hypoblastiques.

Nous avons employé le mot de « sécrétion » ; on objectera peut-être que cette appellation est inexacte et qu'il s'agit

tout simplement d'une filtration de plasma sanguin à travers les éléments mésodermiques et épithéliaux. On conçoit, en effet, sans aucune peine, qu'il y a là plus qu'une question de terme et que « sécrétion » implique la notion de travail cellulaire propre. Mais, dans l'ignorance où nous sommes de la nature exacte du produit déversé dans la cavité stomacale et en l'absence d'observations histochimiques minutieuses (qu'il ne serait d'ailleurs pas sans intérêt de faire) il nous a paru que, moyennant certaines réserves et en nous basant sur les aspects morphologiques suffisamment clairs que nous ont fournis nos embryons, nous pouvions parler d'activité sécrétoire. Il est, en effet, peu concevable qu'une filtration ait donné les structures spéciales que nous avons examinées dans ce chapitre et surtout qu'elle ait causé un processus de vacuolisation, sur l'origine épithéliale duquel les phases décrites ci-dessus ne laissent plus aucun doute. Quoi qu'il en soit, ce qui nous importait avant tout de connaître, c'était le mécanisme de la croissance de l'estomac et surtout de son épithélium et tout ce qui en a été dit jusqu'ici nous amène à cette conclusion que l'*estomac s'accroît par son épithélium* ; *le mésoderme ne fait que suivre cet accroissement et s'y adapter.*

b.) Région du Fundus.

Cette région correspond à l'espace B, sur la figure insérée dans le texte, page 373.

L'épithélium, chez l'embryon de 16 jours, est stratifié dans cette partie de l'estomac comme dans les autres. Seulement, il l'est régulièrement et a tout à fait l'aspet d'un épithélium cylindrique stratifié ordinaire (fig. 9).

Le cytoplasme n'a pas non plus l'aspect spongieux qu'il affecte dans l'antre pylorique. Les deux surfaces épithéliales sont planes. Les noyaux au repos, de forme régulièrement ovalaire, sont allongés dans le sens de la hauteur de la couche épithéliale et sont disposés sur 3 ou 4 couches superposées depuis le mésenchyme jusqu'à une courte distance de la

surface libre de l'épithélium ; une bande superficielle reste donc anucléée. Toutefois, comme dans tout épithélium en prolifération, les mitoses siègent exclusivement dans cette zone superficielle. Ainsi que le montre la fig. 9, elles sont extrêmement nombreuses au 16e jour. En général, le grand axe du fuseau est orienté parallèlement à la surface de l'épithélium ; mais il peut l'être aussi obliquement. Il en résulte que la prolifération cellulaire a pour double conséquence d'élever et d'étendre l'épithélium.

Chez l'embryon de 17 jours, quelques ondulations légères se remarquent dans la portion supérieure du grand cul-de-sac. Ces ondulations, qui sont toutefois peu nombreuses, sont aussi peu développées et peut-être d'ailleurs ne sont-elles que de légers plis dus à la rétraction produite par les réactifs fixateurs.

Mais à partir du 19e jour du développement, les éléments épithéliaux commencent à montrer des modifications plus importantes dont l'aboutissant sera aussi, comme dans la région pylorique, la formation des villosités primaires. Dans la masse d'épithélium stratifié du fundus, dont la fig. 9 donne une représentation exacte, on voit la cavité stomacale s'insinuer de place en place et former d'étroites fentes assez régulièrement espacées. Ces sillons qui n'arrivent jamais jusqu'au mésenchyme sous-jacent, circonscrivent des mamelons ou de petites papilles épithéliales qui font saillie dans la cavité digestive par leur surface convexe (fig. 10). Au niveau de cette convexité, les mitoses sont très nombreuses et s'orientent pour la plupart avec l'axe fusorial parallèle à celui de la papille. Le résultat certain de ce mode de prolifération est d'augmenter les papilles en hauteur. Il faut noter que la surface basale de l'épithélium est absolument plane et qu'aucune cellule mésenchymateuse ne s'engage dans l'axe de ces villosités primaires. C'est bien ainsi que nous devons dénommer ces papilles qui sont, dès ce stade, identiques à celles que nous avons décrites dans la région pylorique, mais qui recourent pour leur formation à un processus beaucoup plus simple.

Déjà au 19e jour, et mieux encore aux 20e et 21e jour, si l'on examine l'épithélium à un fort grossissement, on trouve par ci, par là, de petites vacuoles, extrêmement réduites, dont la taille ne dépasse guère celle d'un noyau de cellule épithéliale (fig. 12). Quelques-unes, un peu plus grandes, apparaissent en très petit nombre sur la face antérieure du grand cul-de-sac. Toujours elles s'ouvrent par une étroite fente dans la cavité stomacale et elles apparaissent ainsi comme des dilatations des extrémités des fentes qui ont amené la formation des villosités primaires. Souvent, à leur niveau, l'épithélium déprime le mésenchyme sous-jacent (fig. 11).

Ce détail que nous venons de signaler est fort analogue à celui décrit chez d'autres Mammifères par Toldt (1880). Cet auteur, au cours de recherches concernant l'histogenèse des glandes gastriques, décrit à de jeunes stades du développement chez le chat, l'homme et le porc, le mode de formation des premiers acini glandulaires. Ce sont, dit-il, des groupements basaux, dont l'ensemble offre un aspect syncytial qui, par « liquéfaction centrale », forment de petites vacuoles s'ouvrant secondairement eu dehors. Plus récemment, en 1903, Ross décrivit un processus semblable chez l'Axolotl. Si l'aspect que nous avons signalé ici offre quelque analogie avec les figures présentées par Toldt, les préparations qui ont servi à nos recherches montrent toutefois qu'en aucun endroit, les cellules épithéliales ne s'unissent en un syncytium. Sans doute est-ce dû à la technique plus moderne qui a été employée ici.

Nous pensons aussi que des formations comme celles de la fig. 11, représentent la première ébauche des glandes du grand cul-de-sac ; et il est intéressant de signaler leur précocité ici. Il sort du cadre de notre étude d'en rechercher l'évolution ultérieure.

Quoi qu'il en soit, le tissu conjonctif embryonnaire, dès le stade de 21 jours, commence à pénétrer dans l'axe des villosités primaires. Le processus est absolument analogue à celui que se passe dans le pylore et il est inutile que nous

insistions davantage. Ici comme là, les villosités secondaires deviennent bientôt plus saillantes, l'axe mésodermique écarte les cellules qui, dès le 23e jour, sont rangées en un épithélium cylindrique simple.

Tous les processus sont donc plus rapides dans le fundus que dans le pylore, et, notamment, la formation des villosités primaires y est plus précoce et plus simple. Nous reviendrons sur ce point dans nos conclusions.

c) Région du Cardia.

Cette région s'étend à droite, le long de la petite courbure vers le pylore ; à gauche elle est constituée par un court prolongement de la zone à vacuoles qui a déjà été signalée au chapitre *a* Elle est représentée par la zone C sur la figure de la page 373 Dans le prolongement gauche, les faits sont exactement semblables à ceux qui se passent dans l'antre pylorique, à quelques détails chronologiques près, qu'on peut résumer en disant que les processus retardent d'à peu près deux jours sur ceux du pylore Il n'y a donc nul besoin d'en faire à nouveau la description. Mais nous dirons quelques mots de la région de la *petite courbure.*

Chez un embryon de 15 jours, ce dernier endroit est déjà fort caractéristique. Le cytoplasme des cellules épithéliales est très clair, ce qui permet de reconnaître nettement les limites cellulaires qui apparaissent comme une ligne brillante. Les noyaux allongés, sont comprimés latéralement (fig. 13). De plus, leurs pôles sont généralement aplatis, ce qui leur donne une forme plus ou moins rectangulaire. Dans la couche cellulaire profonde de l'épithélium, ils laissent libre la partie basale de la cellule, ce qui amène l'apparition, lorsqu'on examine la préparation à un faible grossissement, d'une bande claire tout à fait caractéristique. On trouve quelques mitoses dans la couche superficielle, mais elles sont moins nombreuses que dans le fundus ou même dans la région du pylore. On n'y trouve non plus aucune trace de vacuoles, petites ou grandes.

Enfin, pendant toute la durée des 15e et 16e jours, l'épithélium reste plan. Mais au 17e jour, les cellules prolifèrent et s'allongent en des points localisés mais très rapprochés les uns des autres ; il se forme de petites villosités primaires séparées les unes des autres par des sillons qui deviennent bientôt larges et profonds (fig. 13).

Ultérieurement, l'accroissement des villosités se fait par le mode mitosique habituel.

Aux 20e et 21e jours, ces villosités primaires sont déjà complètement transformées en villosités secondaires par la pénétration d'un axe conjonctif. Une légère sécrétion de mucus commence même à apparaître dès ce stade dans l'épithélium des villosités.

Le mode de simplification de l'épithélium ne diffère en rien de celui du fundus.

En résumé donc, une simplicité très grande et une extrême précocité dans le développement sont les deux caractéristiques de la région de la petite courbure.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

La forme que nous avons donnée à notre exposé peut nous dispenser de faire ici le résumé des observations que nous venons de décrire ; de plus, à la fin du chapitre qui a trait au développement de la région pylorique, nous avons déjà dégagé les conclusions découlant immédiatement des faits établis par nos recherches. Aussi reste-t-il peu de chose à ajouter.

Il est incontestable que dans toute la région où se passent les processus de vacuolisation, l'accroissement de l'épithélium, la formation des villosités primaires, leur transformation en villosités secondaires se font suivant des modes analogues dans leur essence, à ceux que TANDLER a signalés dans le duodémun et KREUTER dans l'œsophage, sans toutefois donner de précisions histologiques suffisantes. Mais ici, à aucun moment du développement, même dans la région la plus proche du pylore, la prolifération épithéliale n'aboutit à une oblitération transitoire de la cavité stomacale.

En ce qui concerne la valeur de ce mode de développement, on peut dire, après tout ce qui en a été dit jusqu'ici, que la cavité digestive définitive n'utilise les vacuoles intraépithéliales que pour s'agrandir en même temps que s'accroît la surface *utile* qui limite son épithélium. La région pylorique forme ainsi une transition évidente entre le duodénum et l'œsophage d'une part, le fundus et la région du cardia de l'autre ; et la conclusion qui se dégage de cela est que l'accroissement « par vacuolisation » est l'apanage des régions étroites et fortement musclées, du tube digestif.

Il semble bien qu'au début, la prolifération épithéliale soit partout d'intensité sensiblement égale, que partout aussi l'épithélium sécrète ou, tout au moins, laisse filtrer un liquide chargé de mucus. Mais, tandis que dans le fundus la musculature, réduite chez l'adulte, rudimentaire et tardive chez l'embryon, n'oppose guère de résistance et laisse l'épithélium

s'étaler facilement, dans l'œsophage et le duodénum, le long de la petite courbure et dans la région pylorique, elle résiste mieux et modifie ainsi le caractère des processus intraépithéliaux. Mais là se borne le rôle du mésoderme au point de vue du développement de l'estomac ; tout démontre, en effet, qu'il n'exerce qu'une influence mécanique et répond essentiellement à la nécessité de soutenir la lame épithéliale qui le recouvre ; cette dernière évolue et se développe en vertu de propriétés qu'elle possède en elle-même, de par son origine.

Nous pensons ainsi avoir fait œuvre utile en précisant la localisation et, par suite, les causes probables des phénomènes décrits pour la première fois par TANDLER, et en donnant une analyse histologique que nos prédécesseurs avaient trop négligée.

BIBLIOGRAPHIE

ASCOLI, C. [1] — Il mecanismo di formazione della mucosa gastrica umana. *Arch. per le Scienze mediche*, XXV, 1901. (Cité d'après OPPEL, *Ergebnisse*, XII, 1903.)

BERRY, John-M. [1]— On the development of the Vili of the human Intestine. *Anat. Anz.*, XVII, 1900.

FILIMOWSKI. — Ueber die Veränderungen innerhalb der Darmepithelschicht von Embryonen an der Grenze zwischen Magen und Duodenum. *Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau*, 1900. (Cité d'après OPPEL, *Ergebnisse*, X, 1901.)

FORSSNER, Hjalmar. — Die angeborenen Darm- und Oesophagusatresien. Eine entwickelungsgeschichtliche und pathologisch-anatomische Studie. *Anatomische Hefte*. Vol. 34, 1907.

FUSARI, R. [1] — Sur les phénomènes que l'on observe dans la muqueuse du canal digestif durant le développement du fœtus humain. (*Arch. ital. de biologie*. Vol. XLII, 1908. (Résumé fait par l'auteur d'un travail paru dans l'*Arch. per le Scienze mediche*, XXVIII, 1904.)

JAHRMAERKER, Er. [1] —Ueber die Entwickelung des Speiseröhrenepithels beim Menschen. *Inaug. Diss.*, Marburg, 1906.

JOHNSON, Franklin-P. — The development of the mucous membrane of the œsophagous, stomach and small intestine in the human embryo. *American Journal of Anatomy*. Vol. X, 1910.

KIRK, Edwin-G. — On the histogenesis of Gastric Glands. *Amer. Journ. of Anatomy*. Vol. X, 1910.

KOLLMAN [1]. — Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen, 1898. (Cité d'après TANDLER, 1910.)

KREUTER, Er. — Die angeborenen Verengerungen und Verschliessungen des Darmkanals im Lichte der Entwickelungsgeschichte. *Habilitationsschrift*, Erlangen, 1905.

---

[1] Travaux non cités dans le texte mais où l'on trouvera des observations se rapportant directement à celles qui sont exposées dans cette étude.

PATZELT, V.. (1) — Ueber die Entwickelung der Dickdarmschleimhaut. *Sitzb. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math. Naturw. Kl.*, LXXXVI, 1882.

ROSS, I. — The origin and development of Gastric Glands. *Biol. Bull.* Vol. IV, nº 2, 1903.

SHIRMANN, Daria. — Ueber die Rückbildung der Dickdarmzotten des Meerschweinchens. *Verh. d. Phys.-med. Gesell. zu Würzburg.* N. F., XXXII, 1898.

SCHRIDDE, Herm. — Ueber die Epithelproliferationen in der embryonalen menschlichen Speiseröhre. *Virchow's Archiv*, Bd. 191-1908.

SEYFERT, Georg. (1) — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und zur Entwickelungsgeschichte der blinde Anhänge des Darmkanals bei Kaninchen, Taube und Sperling. *Inaug. Diss.*, Leipzig. 1897.

STÖHR, Ph. (1) — Ueber die Entwickelung der Darmlymphknötchen und über die Rückbildung von Darmdrüsen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LI, 1898.

TANDLER, J. — Zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Duodenum in früheren Embryonalstadien. *Morphol. Jahrb.*, XXIX, 1900.

TOLDT, C. — Die Entwickelung und Rückbildung der Drüsen des Magens. *Sitzb. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch., Math.-Naturwiss. Kl.*, Abt. 3, 1880.

---

(1) Voir note page précédente.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE XIV.

Fig. 1. — Coupe transversale de l'estomac d'un embryon de 16 jours. A droite : antre pylorique. En haut : face ventrale. En bas : face dorsale au milieu de laquelle on voit le sillon profond qui prolonge l'œsophage. De part et d'autre de ce sillon, région du cardia dont la partie gauche n'a pas encore pris, à ce stade, les caractères de la vacuolisation pylorique. A gauche : fundus. Obj. Leitz n° III. Ocul. à dessiner de Leitz.

Fig. 2. — Endroit de la muqueuse pylorique dont l'épithélium n'a pas encore commencé à se vacuoliser. Stade de 16 jours. Obj. à immersion homog. 1/12 de Leitz. Ocul. à dess. L.

Fig. 3. — Vacuolisation de l'épithélium pylorique au 15e jour. Deux vacuoles sont en formation. Même grossissement.

Fig. 4. — Exemple de vacuole de très grande taille, sur le point de s'ouvrir. Région pylorique. Début de la formation des villosités au plancher. Stade de 20 jours. Même grossissement.

Fig. 5. — Fond d'une vacuole montrant la prolifération de la paroi. Région pylorique. Stade de 16 jours. Même grossissement.

Fig. 6. — Ouverture des vacuoles dans la région pylorique. Stade de 22 jours. Même grossissement.

Fig. 7. — Ouverture d'une vacuole de plus grande taille. Formation à son plancher d'une villosité primaire. Régularisation des lèvres. Petite vacuole, à gauche. Stade de 22 jours. Même grossissement.

Fig. 8. — Formation des villosités secondaires. Ebauche de dichotomie d'un acinus simple en acinus composé. Rég. pylor. ; stade de 27 jours. Même grossissement.

Fig. 9. — Prolifération de l'épithélium fundique au 17e jour. Même grossissement.

FIG. 10. — Formation et accroissement des villosités primaires sans l'aide de vacuoles. Région du fundus. Même grossissement.

FIG. 11. — Formation d'un sillon primaire par ouverture typique d'une vacuole du genre fundique. Région du fundus. Stade de 21 jours. Même grossissement.

FIG. 12. — Processus semblable au précédent, même région, au 19e jour. Même grossissement.

FIG. 13. — Ebauche des villosités primaires, au 17e jour, dans la portion droite de la région du cardia. Le profond sillon, à gauche, est le prolongement de l'œsophage, sur la paroi dorsale de l'estomac (cf. fig. 1). Obj. nº 7 Leitz. Ocul. à dess. Leitz.

379

Le développement des appendices du ligament large et leurs rapports avec l'évolution phylogénétique des canaux de Müller,

PAR LE

Dr S. E. WICHMANN

Premier assistant à la Clinique obstétricale de l'Université de Helsingfors.

(Planches XV, XVI, XVII et 10 figures dans le texte.)

INTRODUCTION

L'étude des matériaux, surtout humains, à la fois embryonnaires et postfoetaux, que j'ai recueillis et étudiés au cours des dernières années pour élucider divers points obscurs de l'évolution des organes génitaux internes de la femme (53) (1912), et de leur anatomie normale et pathologique (52) (1911), a dirigé tout spécialement mon attention sur le problème de l'origine des formations appendiculaires des ligaments larges de l'uterus.

En étudiant la littérature du sujet, on est surtout frappé de voir combien, chez la plupart des auteurs, la position du problème est mal précisée et les matériaux insuffisants. Rares sont ceux qui se sont demandé avant tout si ces appendices sont des formations normales ou pathologiques ; c'est pour cela, sans doute, que les auteurs n'ont que rarement tenu compte des données évolutives capables d'expliquer l'origine de semblables appendices. C'est là, à mon avis, la cause des difficultés rencontrées dans la solution du problème et de

l'insuffisance des résultats obtenus jusqu'ici ; car ces appendices sont situés dans une région (entre la trompe et l'ovaire) dont les éléments organiques ont été soumis, dans le développement phylogénétique et ontogénétique, à tant de changements de position, de forme et de fonction, qu'on n'est pas encore arrivé à se mettre d'accord sur leur développement normal, et que bien des questions sont encore l'objet de vives discussions.

Si nous admettons donc, *a priori*, la possibilité que ces appendices soient des anomalies d'évolution, il est naturel de chercher à résoudre le problème de leur genèse en partant de leurs formes les plus précoces chez l'embryon et le fœtus, et la signification, au point de vue évolutif, des tissus donnant naissance à ces appendices pourra être ainsi établie.

D'autre part, il est de fait que, jusqu'ici, presque tous les auteurs se sont formé leurs conceptions, au sujet de ces appendices, d'après des observations faites sur des annexes adultes. On comprend, dans ces conditions, l'opinion, au premier abord singulière, exprimée récemment par une des meilleures autorités en anatomie et en pathologie des organes génitaux de la femme, ROBERT MEYER. Cet auteur s'exprimait ainsi (29) (1907 p. 209): «Wie oft solche Anhänge (sc. Hydatiden des Weibes) aus abgeschnürten Urnierenresten oder Nephrostomen oder abnormen Cœlomepitheleinstülpungen oder ueberzähligen Müllerschen Trichtern entstehen, weiss man nicht genau. Ein Teil der Hydatiden kann freilich auch aus dem Kranialen Ende des Wolffschen Ganges entstehen». En d'autres termes, l'origine des hydatides, selon cet auteur, est encore tout à fait obscure.

J'ai rencontré, dans mes matériaux relativement abondants, plusieurs préparations qui, à mon avis, éclairent particulièrement bien le problème, et qui m'ont permis de me faire une opinion personnelle sur le processus d'évolution de ces appendices. C'est pourquoi je désire publier maintenant mes observations, d'autant plus qu'elles me semblent susceptibles de compléter la conception que je me suis faite antérieure-

ment de l'épithélium de Muller (53) (1912) et de sa signification au point de vue évolutif.

Avant de décrire mes matériaux, je rappellerai pourtant brièvement les phases par lesquelles est passée la question de l'origine des appendices, afin de montrer clairement quelle est actuellement la position de la question. Comme, dans la littérature qui traite de l'origine des formations appendiculaires, il y a très peu d'observations utilisables, je serai obligé de décrire avec assez de détails les cas observés par moi, en les rangeant par ordre d'âge. Cette description détaillée ne sera pourtant guère nécessaire que pour les fœtus, car dans la période extra-utérine, on ne trouve plus que peu de données capables d'éclairer la question de la genèse des appendices ; les auteurs qui m'ont précédé en ont d'ailleurs décrit à maintes reprises.

Dans la casuistique, je tiendrai compte à la fois de tout ce qui paraît être en connexion avec l'épithélium de Muller et avec la genèse du canal de Muller.

Enfin, j'aurai à exposer, à l'aide de mes propres observations et des rares cas utilisables publiés dans la littérature, ma conception de la genèse des formations appendiculaires et de la signification de leur matrice. Comme, après cela, les opinions relatées ci-dessous n'auront plus pour la plupart qu'un intérêt historique, il sera inutile, à mon avis, d'en faire une critique détaillée.

APERÇU HISTORIQUE.

Morgagni (31) (1762) paraît être le premier qui ait signalé que chez la femme on trouve des hydatides au niveau de l'infundibulum de la trompe, ou dans son voisinage : sur la surface de l'ala vespertilionis et sur la « membrana testis » (c'est à dire sur le revêtement de l'ovaire). Rosenmuller (37) (1802) a, lui aussi, vu et décrit une hydatide, « corpus sacciforme », sur les annexes d'un enfant, sans émettre d'ailleurs d'hypothèses sur l'origine possible de cette formation.

En 1847, Kobelt (19) (1847) divisait déjà ces appendices en deux groupes de genèse différente : d'abord l'hydatide pédonculée, qui se fixait à la fimbria inférieure de l'infundibulum tubaire, et qui était un reste de l'extrémité supérieure close du canal de Muller. Cette partie du canal, en effet, selon les idées de l'époque, ne servait pas à la formation de la trompe utérine, parce qu'on regardait alors le canal de Muller comme constitué originairement par un cordon plein qui ne devenait creux que par la suite, et où se formait secondairement, un peu au-dessous de l'extrémité proximale, un orifice s'ouvrant dans la cavité péritonéale. Kobelt, qui, s'appuyant sur des recherches étendues, démontra pour la première fois à l'aide de l'embryologie, l'homologie des parties génitales de l'homme et de la femme, regardait cette hydatide comme un pendant à la formation qui se trouve chez l'homme sur la tête de l'épididyme, et qu'il avait appelée hydatide de Morgagni ; par suite il lui donna le même nom.

Par opposition à cette hydatide issue de l'épithélium de Muller, il regardait toutes les autres comme des hydatides surnuméraires, nées soit à un stade antérieur aux dépens des canaux transverses supérieurs du corps de Wolff et de l'extrémité proximale du canal de Wolff, soit après la ménopause

aux dépens des canaux du parovaire (époophore) en voie d'atrophie et de disparition.

Les auteurs qui ont, peu après, étudié le problème de l'origine des hydatides : RICHARD (35) (1851), MERKEL (27) (1856) et ROKITANSKY (36) (1859), trouvèrent, outre ces formations, des appendices ne se terminant pas en forme de vésicules, mais simplement divisés en plusieurs parties, ou bien pourvus en outre d'un enfoncement terminal en forme d'entonnoir, garni sur son pourtour d'un bord en forme de fimbria très subdivisée. Le dernier des auteurs précités essaya de montrer que tous ces appendices, qu'il appelait « appendices tubaires » (Tubaranhänge), étaient issus du parovaire. Selon lui, les appendices cystiformes provenaient des canaux parovariens alternativement étranglés et élargis, qui, d'ordinaire, repoussant devant eux le feuillet antérieur du ligament large, saillaient à sa surface et se créaient ainsi peu à peu des pédoncules. Quant aux formations à extrémité fimbriforme, elles prenaient naissance de la façon suivante : de très bonne heure, déjà chez le fœtus, un canal parovarien s'ouvrait, probablement à son extrémité amincie (comme le dit ROKITANSKY, par « déhiscence »), dans la cavité péritonéale. Par suite de la déhiscence, la membrane muqueuse qui forme le canal parovarien, tombait hors de l'embouchure et se creusait en infundibulun ; ainsi se constituaient les formations fortement découpées rappelant les fimbrias tubaires. Une poussée secondaire hors du canal parovarien et un accroissement en longueur donnaient enfin à l'appendice sa forme définitive.

Les explications données par KOBELT de l'hydatide de Morgagni et surtout par ROKITANSKY de l'appendice parovarien, furent regardées généralement comme satisfaisantes (KLOB (18) (1864) ; WINCKEL (56) (1878)) (1), jusqu'à ce que

(1) Soit telles qu'elles, soit avec légères modifications, comme LUSCHKA (25) (1854), qui dérivait l'hydatide constante de la partie terminale du canal de Wolff et HENNIG (14) (1862), qui regardait les appendices ouverts comme nés d'une rupture des « hydatides terminales » à l'époque postfœtale.

les recherches de Bornhaupt (5) (1867) et de Waldeyer (50) (1870) eussent conduit à une explication nouvelle et encore actuellement admise de l'évolution du canal de Muller. D'autre part, Roth (39) (1882) avançait une nouvelle hypothèse sur la genèse de l'appendice parovarien.

Waldeyer (50 et 51) (1870-76), s'appuyant sur les recherches précitées, estimait que l'hydatide de Morgagni doit être expliquée de la façon suivante : l'extrémité proximale de l'infundibulum, à partir duquel la trompe commence à s'accroître dans le sens distal, s'étend par un processus secondaire, forme un canal entièrement fermé, et constitue ainsi l'hydatide en question. Cette explication se rattachait donc de près à la précédente de Kobelt ; elle n'était, en somme, qu'une adaptation de la théorie de Kobelt aux nouvelles conceptions anatomiques sur l'origine des formations analogues.

Rokitansky, pour expliquer l'origine parovarienne de tous les appendices, même de ceux pourvus d'un entonnoir terminal, était obligé de recourir à une explication analogue à celle donnée par les embryologistes antérieurs pour la genèse de l'orifice abdominal de la trompe : une union secondaire de la cavité close du canal avec la cavité abdominale. Roth admit, au contraire, une connexion primitive entre cette cavité et celle du système des canaux de l'organe de Wolff chez l'homme, analogue à celle que Semper (43) (1875) et d'autres auteurs avaient trouvée chez des vertébrés inférieurs. Cette supposition de Roth était confirmée par le fait qu'il avait trouvé, dans deux cas au moins, un canal de communication (le canal tubo-parovarien) entre la partie latérale, supérieure, du parovaire et la cavité abdominale (au niveau de la fimbria ovarica). De plus, il avait trouvé, chez l'homme, un « vas aberrans epididymidis », qui s'ouvrait à la surface de l'hydatide de Morgagni dans le « cavum vaginale » ; donc un canal homologue du précédent. Roth regardait donc toutes les formes d'appendices, dont il distinguait, comme Rokitansky, 3 catégories, et qu'il appelait « appendices parovariens » (Parovarialanhänge), comme des

formations d'arrêt (Hemmungsbildungen), comme des restes de canaux segmentaires multiples. Toutes ces formations embryonnaires se distinguaient, selon Roth, par un épithélium cilié. Entre les formations découpées et celles pourvues d'un entonnoir terminal, il trouva tous les types intermédiaires. Quant aux cystes (hydatides), il les regardait comme nés souvent d'une occlusion de l'embouchure de l'entonnoir terminal, suivie d'une extension consécutive de la cavité ainsi formée par des produits de sécrétion. Pourtant, il n'a jamais rencontré de canal de communication entre le parovaire et les entonnoirs ou les cavités cystiques.

D'ordinaire, il avait observé les appendices dans la région parovarienne, et le plus souvent ceux qui se trouvaient en dehors de cette région pouvaient y être rattachés, soit par une préparation soigneuse, soit en suivant les vaisseaux sanguins. Il rencontra pourtant, quoique rarement, des appendices tout à fait isolés, qu'il ne chercha pas à expliquer, et en outre des appendices qui ne présentaient pas de revêtement de cellules cylindriques ciliées, et qu'il regardait comme des formations papillaires pathologiques, formées pendant les périodes postembryonnaires.

Se basant sur des recherches comparatives étendues, Mihalcovics (30) (1885) rejeta l'explication de Roth, parce que, chez les amniotes, il n'avait pas trouvé les communications ouvertes entre les canaux du mésonephros et la cavité cœlomique, dont Roth avait admis l'existence. Cependant il faisait provenir la majeure partie des appendices de restes des canaux du mésonephros ; il pensait surtout aux rameaux aberrants, et, pour les appendices ouverts, à la déhiscence secondaire de Rokitansky, surtout dans la région des capsules de Bowman. Quant au canal tubo-parovarien de Roth, il le tenait pour un reste de l'extrémité céphalique du canal de Wolff, et faisait provenir aussi de ce canal une partie des hydatides. En troisième lieu, il concédait qu'il était possible qu'une partie des hydatides, situées tout à fait latéralement, fussent issues des feuillets de la fimbria salpyngienne.

Les recherches de Rokitansky et de Roth en particulier,

avaient amené à la théorie de l'origine parovarienne de toutes les formations appendiculaires une adhésion générale, d'autant plus que des auteurs ultérieurs avaient trouvé de plus en plus rarement des « cystes à fimbria », analogues à ceux que des auteurs antérieurs avaient pris pour l'hydatide de Morgagni. C'est ainsi que NAGEL (33) (1896) affirme que l'hydatide de Morgagni, qui se trouve dans la région de l'époophore, plus ou moins près du pavillon de la trompe, n'est pas issue de l'extrémité supérieure, fermée, du canal de Muller, mais bien du canal de Wolff, et qu'elle est revêtue d'un épithélium cubique, parfois d'un épithélium cilié, sur sa surface interne.

KÖLLIKER (24) (1879), par contre, ne pouvait s'expliquer l'hydatide pédonculée de la trompe, trouvée par KOBELT, qu'en la considérant comme une formation pathologique.

Au contraire, TOLDT (47) (1891) exprima l'opinion que les appendices avec et sans pédicule étaient issus de la même région, à savoir l'entonnoir de Muller et ses appendices lobés.

Au cours de ses recherches étendues, et malgré l'intérêt extraordinairement vif qu'il porta à la question des appendices, KOSSMANN ne trouva pas non plus de véritable cyste à fimbria. Quant aux autres appendices, il les réunit tous, dans un grand nombre de travaux qu'il a écrits sur ces matières (20-23) (1894-99), dans une seule explication. En opposition avec presque tous les auteurs antérieurs, il les regarda comme issus de l'épithélium de Muller et les expliqua par ses « trompes accessoires » et par une théorie arbitraire sur la genèse du canal de Muller, qui différait essentiellement de la théorie régnant alors et admise encore depuis lors. Mais comme les affirmations de KOSSMANN sont particulièrement curieuses, je suis amené à exposer un peu plus en détail ses conceptions, d'autant plus que quelques auteurs ultérieurs les ont admises.

KOSSMANN prétendait que les « appendices parovariens » n'ont rien à voir avec le parovaire, car ni lui ni aucun des auteurs précédents n'avaient jamais pu constater qu'un

canal parovarien s'étendît jusqu'à la partie épithéliale de l'appendice. Tous les appendices, de même que les « cystes parovariens », seraient issus de trompes supplémentaires rudimentaires, comme il en avait trouvé dans 4 à 10 % de ses cas.

Se fondant sur ses recherches microscopiques (20) (1894), il affirmait, notamment, que les appendices en forme d'entonnoir, offraient aussi une structure histologique rappelant de très près celle de la trompe, par la richesse du réseau artériel, l'épaisseur de la couche musculaire et la nature de l'épithélium. Mais les canaux de l'époophoron, d'après ses recherches, présentaient une cavité régulièrement sphérique, et leur réseau sanguin était trop faible pour donner lieu à des épaississements ou à des enfoncements de la fimbria, et moins encore à des néoformations comme, par exemple, les cystes parovariens. Leurs parois étaient entièrement revêtues de tissu conjonctif sans muscles lisses, et il était facile de montrer que leur épithélium, dès le début, se distinguait facilement de l'épithélium tubaire typique, son aspect étant celui de l'épithélium du corps de Wolff.

Comme Kossmann comptait aussi au nombre des formations appendiculaires les orifices supplémentaires de la trompe, à raison de la ressemblance macro- et microscopique, et qu'il voulait donner une explication plausible commune pour toutes ces formations, il fut amené à émettre son hypothèse complémentaire sur la genèse du canal de Muller (20) (1894, p. 264-5). Dans cette hypothèse, on devait distinguer, dans l'évolution du canal de Muller, deux parties formées de façon différente : la partie caudale ou « auloïde », issue comme un cordon plein de l'épithélium cœlomique et se creusant ensuite par déhiscence, et la partie céphalique ou « conoïde », née de deux bourrelets épithéliaux se creusant du côté de la cavité cœlomique et réunis à leur partie inférieure. Kossmann n'expliquait pas comment ces deux parties se rejoignaient. Il estimait que toutes les formations appendiculaires s'expliquaient par la prolifération de l'une ou des deux parties. C'est ainsi qu'il expliquait une trompe supplé-

mentaire ordinaire pourvue d'infundibulum, comme un second canal de Muller dont la partie auloïde n'aurait pas pénétré jusqu'au sinus urogénital ; un faisceau de fimbria fortement subdivisé et pourvu d'un pédoncule, mais sans infundibulum, était une partie conoïde rudimentaire dont la partie auloïde était restée solide ; les appendices à extrémité vésiculaire, donc les hydatides, étaient des parties auloïdes qui s'étaient creusées, mais n'avaient pas eu la force de pénétrer jusqu'au sinus urogénital, ni non plus jusqu'à la cavité péritonéale, aucune partie conoïde n'étant venue de ce côté à leur rencontre, etc.

Cette hypothèse complètement arbitraire de KOSSMANN ne pouvait naturellement pas ébranler la conception régnante de la genèse du canal de Muller, fondée sur de vastes recherches. Elle fit naître au contraire dans l'esprit d'autres auteurs des doutes sur la valeur des travaux et des résultats de KOSSMANN. En outre, on s'aperçut vite que beaucoup de ses affirmations catégoriques, surtout sur la structure anatomique de l'époophoron et de ses « trompes accessoires », ne résistaient pas au contrôle. La question de la musculature des parois des canaux époophoriques suscita en particulier une vive polémique entre KOSSMANN (21, 22, 23) (1894-99), d'une part, et de l'autre GEBHARD (11, 12, 13) (1894-99) et RUGE (40) (1894), et plus tard ROSSA (38) (1899). KOSSMANN lui-même s'attacha avec entêtement à ses idées, et fit même provenir les cystes parovariens avec leurs formations papillaires et les cystes ovariens papillaires, de l'épithélium de Muller. D'autres auteurs, tels que SÄNGER (45) (1895) et AMPT (3) (1895), approuvèrent aussi l'hypothèse de KOSSMANN selon laquelle les formations appendiculaires étaient des trompes accessoires, bien qu'AMPT (3) (1895), par exemple, eût été un des premiers à montrer l'existence de muscles lisses dans les parois des canaux de l'époophoron, et eût ainsi renversé un des principaux appuis de la thèse de KOSSMANN.

Un peu plus tard, PETERS (34) (1897) fit une observation remarquable chez 3 embryons du début de la grossesse. En étudiant un embryon de 28,5 mm (longueur du vertex

au coccyx), il rencontra sur le bord extérieur du bourrelet du mésonephros de nombreux enfoncements de l'épithélium cœlomique, apparaissant comme des saccules pathologiques, distincts du canal de Muller et des canaux du mésonephros. Chez deux embryons plus âgés, il observa, d'autre part, au voisinage de l'ouverture de la trompe, des protubérances pédiculées du mésenchyme, avec des vésicules épithéliales, qu'il regarda comme étant le premier stade des appendices vésiculaires postérieurs ou « parasalpinx ». PETERS ne songeait pas à la possibilité que ces protubérances se développassent en orifices tubaires accessoires, parce qu'elles devaient s'être formées plus tôt, en même temps que se formait la trompe elle-même. Cette observation de PETERS avait donc abouti à ajouter une nouvelle théorie aux précédentes, sans avoir cependant diminué la valeur de celles-ci.

ROSSA (38) (1899), malgré ses recherches assez étendues, ne put pas non plus renverser les théories antérieures. Dans un long article, il juge sévèrement les travaux de KOSSMANN sur la question des appendices. Lui-même distingue chez le fœtus deux espèces d'appendices à terminaison vésiculaire, différents par la position et la structure anatomique. Une première catégorie comprend ceux dont la surface intérieure montre de nombreux enfoncements, dont la paroi est semblable à celle du bourrelet tubaire et dont l'abouchement est situé tout près de la trompe sans relations avec le parovaire ; ROSSA les tient pour des vésicules pédiculées de la fimbria. Le second groupe qu'il distingue chez le fœtus comprend les appendices à surface intérieure lisse, à bourrelet semblable aux parois des canaux parovariens, partant de la partie supérieure et externe du parovaire, les canaux du parovaire étant situés sous le point d'insertion de la tige. Il fait venir ces derniers appendices du parovaire, bien qu'il n'ait pas trouvé de relation proprement dite entre ces deux formations. Chez l'adulte, au contraire, tous les appendices vésiculaires, sauf peut-être un douteux, appartiennent au second groupe. ROSSA ne pouvait expliquer la genèse des appendices ouverts ; il regardait comme également possibles

les hypothèses de Roth, de Peters et de Rokitansky. Les hydatides parovariennes, qu'il avait surtout rencontrées, naîtraient, selon lui, en partie pendant la période fœtale, aux dépens de parties de canaux arrivant près de la surface antérieure de la mésosalpinx, s'élargissant et se pédiculisant, en partie à une époque plus tardive : les parties de canaux élargis en vésicules rongeraient et traverseraient le feuillet antérieur du ligament large, et deviendraient ainsi des appendices « extraligamentaires » pédiculés. Il est difficile de comprendre comment Rossa se représente la surface extérieure des hydatides postérieures nées de cette manière !

Enfin, au début de ce siècle, Schickele (42) (1902) a consacré encore des recherches particulièrement approfondies à la genèse des formations appendiculaires du ligament large de l'adulte. En ce qui concerne ces formations, il eut visiblement plus de chance que ses prédécesseurs, car il prétend avoir pu suivre, dans un cas, un canal ordinaire de l'époophoron, toujours creusé de sa cavité jusqu'à la lumière de l'appendice vésiculaire. Ce serait la première preuve certaine d'une genèse possible des hydatides aux dépens des canaux époophoriques ! Dans un autre cas, il croit aussi avoir pu suivre le canal de Wolff jusqu'à un appendice pédiculé, et pouvoir faire provenir de cet organe l'autre groupe des appendices vésiculaires ! Quant aux appendices ouverts terminés en entonnoir, Schickele les dérivait de petits bourgeons situés à la surface du ligament large et qu'il regardait comme provenant d'enfoncements pathologiques de l'épithélium cœlomique, semblables à ceux que Peters avait observé sur des embryons humains. Il considérait enfin tous les appendices polydigités comme des prolongements de la fimbria, entièrement distincts des autres groupes.

Pendant la dernière décade, Tourneux et Soulié (48) (1903) ainsi que von Winiwarter (57) (1910) ont fait des observations analogues, selon toute apparence, à celles de Peters. Ils ont regardé sans hésitation les formations cellulaires précitées, situées à l'extrémité céphalique du bourrelet rénal primordial, comme des restes du pronephros, et préten-

dent avoir pu suivre leur transformation en hydatide pédondulée. Ces auteurs n'ont cependant pas donné d'explication détaillée sur la genèse des différentes formes d'appendices.

Comme on a pu le voir par l'exposé qui précède, il est difficile de résumer brièvement les différentes opinions émises sur la genèse des formations appendiculaires, d'autant plus que les auteurs de manuels ou de traités adoptent souvent plusieurs des hypothèses des auteurs que nous venons de citer; BUHLER (6) (1906) dans le manuel d'O. HERTVIG les admet même presque toutes ! Pourtant, pour plus de clarté, je grouperai ici les principales hypothèses en en indiquant les sources.

L'hydatide de Morgagni, regardée par quelques auteurs comme une formation de nature spécifique, est généralement considérée, chez les individus mâles, comme provenant de l'infundibulum tubaire. Chez les individus du sexe féminin, la formation correspondante passe pour naître de l'extrémité céphalique du canal de Muller (KOBELT, TOLDT et autres) ou de Wolff (LUSCHKA, VON MIHALKOVICS, NAGEL, et autres), ou pour être issue des canalicules du corps de Wolff (VON MIHALKOVICS et autres) ou encore des « trompes accessoires » (KOSSMANN et autres). Souvent, cependant, les appendices vésiculaires sont regardés collectivement comme des hydatides de Morgagni, et on les fait dériver des formations suivantes : l'époophoron (KOBELT, LUSCHKA, ROKITANSKY, HENNIG et la plupart des auteurs de manuels et de traités), les canalicules du pronephros (TOURNEUX, SOULIÉ et VON WINIWARTER) et des lames détachées de la fimbria (TOLDT, MECKEL, et autres). Les appendices en forme d'entonnoir et les appendices frangés ont été regardés comme issus de canalicules des néphrostomes du rein primordial (ROTH et autres), comme des enfoncements surnuméraires de l'épithélium cœlomique (PETERS, SCHICKELE), ou comme des lamelles de la fimbria. Toutes ces formations ont été aussi qualifiées purement et simplement de pathologiques (KÖLLIKER, ROTH et autres).

La majorité des auteurs ont fait remarquer que les appendices sont situés plus souvent sur la face antérieure que sur la face postérieure du ligament ; ils ont vu là une preuve que les appendices procèdent du mésonephros, parce que les canalicules de l'époophoron, dans la période postembryonnaire, sont situés plus près de la face antérieure du ligament, en avant des vaisseaux.

La plupart des auteurs, y compris ceux qui n'ont pas étudié d'embryons, admettent que les appendices se développent pendant la période fœtale : c'est ainsi que de Sinéty (44) (1875) croit que, dans la période postfœtale, ils peuvent s'atrophier et disparaître. Certains affirment, au contraire, qu'il naît encore des appendices dans la vie extra-utérine (Kobelt, Rossa, Schickele) et que, à un âge avancé, ils sont plus nombreux que dans les stades plus jeunes (Rossa).

RECHERCHES PERSONNELLES.

I. Matériaux et méthodes de recherches.

Les embryons et fœtus, ainsi que les annexes de nouveau-nés et d adultes employés pour mes recherches, ont été pour la plupart fixés dans une solution de formol à 10 % ; dans quelques cas seulement, on a employé la liqueur de Helly. Les embryons ou les annexes ont été enrobés dans la paraffine, souvent après passage dans l'huile de cèdre et de ligroïne. Ces objets ont été coupés perpendiculairement au grand axe de l'embryon ou de l'ovaire et de la trompe, et débités en séries d'une épaisseur ordinaire de 10 μ, rarement moindre. Les coupes ont été colorées ordinairement à l'hématoxyline ou à l'hématine et au van Gieson ou à l'éosine. On a également coloré à l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN, au mélange de trioxyde d'EHRLICH, selon la méthode de DOMINICI, etc.

Entre les sujets que j'ai eus à ma disposition, je décrirai seulement les stades embryonnaires suivants (mesurés dans leur plus grande longueur) :

1	embryon	de 2,3	cm.	(1 3/4 mois).
1	»	» 3,0	cm.	(2 1/4 mois).
1	»	» 4,5	cm.	(2 1/2 mois).
2	»	» 5,0	cm.	(2 3/4 mois).
1	fœtus	» 8,0	cm.	(3 1/4 mois).
1	»	» 9,0	cm.	(3 1/2 mois).
2	»	» 11.0	cm.	(3 3/4 mois).
1	»	» 16,0	cm.	(4 mois).
1	»	» 18	cm.	(4 1/4 mois).
2	»	» 22,5	cm.	(4 3/4 mois).
1	»	» 27	cm.	(5 1/2 mois).
1	»	» 38,0	cm.	(7 mois).
2	»	» 50,0	cm.	(10 mois).

Deux embryons seulement (3,0 et 5,0 cm.) étaient mâles ; les autres étaient tous de sexe féminin.

Outre ces embryons, j'ai encore étudié une vingtaine d'annexes utérines d'enfants et d'adultes, qui présentaient des formations appendiculaires.

II. Description des matériaux étudiés.

1. *Embryon de 2,3 cm. (env. 1 3/4 mois).*

Les canaux de Muller se terminent en cul de sac à leur extrémité caudale, distante d'environ 120 μ du sinus uro-génital.

A peu près à hauteur du pôle rénal supérieur, on aperçoit *des deux côtés* un pli du mésenchyme s'élevant de la paroi postérieure de la cavité abdominale, et mesurant sur les coupes environ 150 μ en hauteur et 50 μ en largeur. Les surfaces périphérique et latérale de ces plis, sont revêtues de cellules cylindriques courtes (fig. 1, pl. XV). Au milieu du mésenchyme de ces plis, très riche en cellules, on remarque, sur quelques coupes, des traces de lumières très fines délimitées par des cellules rangées concentriquement. A 110 μ environ du pôle rénal céphalique en direction caudale, l'épithélium, sur la face latérale de ce ligament phrénique, devient peu à peu plus élevé en restant cylindrique ; des enfoncements et des protubérances se dessinent de plus en plus nombreuses, et quelques-uns des enfoncements, creusés d'une lumière, occupent près de la moitié du ligament. A la même hauteur, et dans la partie postérieure de la face latérale du ligament phrénique (près de la paroi postérieure de la cavité abdominale), un groupe spécial d'irrégularités superficielles saute aux yeux : l'épithélium y est formé de cellules cylindriques un peu plus courtes et plus lâchement unies entre elles (fig. 1 gl.).

Du *côté gauche*, sur la portion suivante dans le sens caudal, longue d'environ 100 μ, ces irrégularités dorsales sont moins marquées. Dan sla région de l'épithélium cylindrique élevé,

sur la partie ventrale de la face latérale, les enfoncements épithéliaux et la richesse en cellules du mésenchyme diminuent peu à peu dans des proportions notables. Par contre, il se forme en nombre croissant des protubérances de cet épithélium, assez longues, étroites et inégales, en partie pénétrées par le mésenchyme sous-jacent. A peu près à 150 μ de l'endroit dessiné, ces protubérances, à la hauteur de l'ouverture du canal de Muller, sont très nombreuses et compliquées (fig. 2, pl. XV). On voit ici apparaître sur les coupes, dans le sens postérolatéral, des coupes tangentielles de l'extrémité supérieure de la partie latérale du bourrelet rénal primordial. Cette extrémité est séparée du tissu du ligament phrénique et de l'extrémité céphalique du bourrelet génital par un sillon (fig. 3, pl. XV), pénétrant assez profondément (env. 50 μ) en direction caudale, s'étendant d'avant en arrière et de dehors en dedans à la rencontre des irrégularités superficielles dorsales, dont il a été question plus haut. Ce sillon est revêtu d'un épithélium cylindrique serré. Vers le milieu de la limite antérieure de ce sillon, l'épithélium cylindrique élevé, qui forme de nombreuses protubérances, paraît se refermer en un canal clos (fig. 2). Mais, deux coupes plus loin (fig. 3), apparaît à l'extrémité antérieure de ce sillon un deuxième ostium large, par lequel le canal, qui venait de se fermer, s'ouvre latéralement dans la cavité péritonéale. Les deux ostia sont éloignés l'un de l'autre, dans le sens transversal, d'environ 80 à 90 μ, et dans le sens vertical d'environ 20 μ. Plus loin, vers l'extrémité caudale, on ne remarque pas d'ostia ouverts, mais une union épithéliale solide, quoiqu'un peu indistincte, entre l'épithélium du canal et celui de la limite superficielle du bourrelet tubaire.

A l'extrémité postérieure de la dépression sulciforme signalée ci-dessus entre les extrémités céphaliques du bourrelet rénal primordial et du bourrelet génital, on voit sur sa face latérale, dans le mésenchyme, une vésicule cellulaire mesurant environ 30 × 50 μ de diamètre (fig. 3), dont la lumière arrondie est en communication par un fin canalicule avec la cavité péritonéale, et dont les cellules cylindriques

se continuent graduellement dans les cellules cylindriques de la surface du bourrelet rénal primordial, un peu plus élevées à ce niveau. La face médiane de la partie postérieure de ce sillon est formée par le prolongement des irrégularités dorsales superficielles du ligament phrénique dont il a été question plus haut. Deux ou trois coupes plus loin dans le sens caudal, ces irrégularités deviennent particulièrement saillantes, mesurant environ 80 μ de hauteur et 70 μ de largeur; il se forme plusieurs saillies isolées, à peu près foliiformes, en partie subdivisées en deux, et dont la surface est revêtue à la base d'épithélium clairsemé à peu près cubique, mais à la périphérie, par endroits, d'épithélium cylindrique serré (fig. 4, pl. XV). Des cellules du mésenchyme se rencontrent assez clairsemées dans le stroma des saillies; quelques-unes se colorent faiblement, et le tissu fibrillaire a par endroits un aspect un peu homogène. Quelques coupes plus loin, les divers rameaux de ces plis du mésenchyme se perdent et se continuent dans un pli unique, plus massif et à large tige, mais ayant la même constitution. Ce pli se laisse poursuivre dans le sens caudal en ligne droite, entre le bourrelet rénal primordial et le prolongement basal du ligament phrénique, sur une longueur d'environ 300 μ à partir de l'abouchement du canal de Muller. Arrivé là, il s'est notablement affaissé, et son épithélium cylindrique se perd dans l'épithélium, également cylindrique, qui s'étend entre le bourrelet rénal primordial et le bourrelet génital, à partir d'un point voisin de la vésicule que nous avons signalée plus haut. Cet épithélium, d'une hauteur plus ou moins uniforme, a recouvert presque entièrement la face postérieure du bourrelet rénal primordial. Il est par endroits du type cylindrique surélevé, et le plus souvent très serré. Il forme une bande oblique, s'étendant dans le sens transversal de la région du canal de Wolff à celle des corpuscules de Malpighi, et tapisse assez uniformément la surface postérieure du bourrelet rénal, dans toute la partie époophorique du rein primordial. Dans la partie paroophorique il s'abaisse, devient à peu près cubique, et ne tranche plus nettement sur l'épithélium de la

surface antérieure du bourrelet rénal primordial, où l'épithélium cœlomique, qui commence au pavillon de la trompe, a conservé sa constitution régulièrement cubique.

L'épithélium cylindrique élevé qui existe crânialement à l'embouchure du canal de Muller, se continue insensiblement, dans le sens antéromédian, dans l'épithélium de la glande génitale.

Les canalicules du mésonephros sont nettement distincts de toutes les formations épithéliales ci-dessus décrites.

La disposition est *à droite* en gros la même qu'à gauche. Quelques remarques suffiront à indiquer les différences.

Ici aussi, à 100 μ environ du pôle céphalique du rein, on voit se séparer deux groupes d'irrégularités superficielles, un groupe postérieur et un groupe antérieur, sur la face latérale du ligament phrénique. Plus loin dans le sens caudal, les deux groupes s'écartent ; le groupe postérieur se poursuit près du prolongement basal du ligament phrénique, tandis que le groupe antérieur se dirige de plus en plus en avant, et se continue directement dans les saillies mésenchymateuses du sillon de Muller, qui sont revêtues d'épithélium cylindrique surélevé.

Le sillon de Muller, dans son parcours rectiligne, montre plusieurs enfoncements assez profonds, mais avec des bords en pente faible; du côté postérolatéral il se ferme deux fois en véritable canal, pour se rouvrir sur les coupes suivantes. Tout près et au-dessous de l'ostium proprement dit, on voit un pont épithélial qui ne montre qu'une lumière incomplète, et réunit l'épithélium du canal de Muller à l'épithélium superficiel, localement surélevé.

Tandis que le sillon de Muller, depuis la bifurcation des irrégularités superficielles postérieures (cette bifurcation se trouve des deux côtés à environ 100 μ du pôle cranial du rein) jusqu'à l'ostium du canal de Muller, ne mesure à gauche qu'environ 80-90 μ de longueur, il atteint à droite, à partir du même point, environ 300 μ. Par contre, l'amas d'irrégulari-

tés superficielles postérieures, qui offre à droite le même aspect qu'à gauche, se termine caudalement, à gauche à 300 μ, à droite à 120 μ seulement de l'ostium du canal de Muller. La longueur de ce bourrelet postérieur serait en conséquence, à gauche d'environ 380 μ, à droite d'environ 420 μ. Comme on le voit, l'ouverture abdominale de l'ébauche tubaire est donc placée asymétriquement par rapport au pôle cranial du rein et au bourrelet décrit ci-dessus, et la longueur du sillon de Muller est inégale des deux côtés.

La région de l'ouverture abdominale de l'ébauche tubaire est entourée, à droite comme à gauche, de nombreuses irrégularités recouvertes d'épithélium cylindrique. Cet épithélium se continue, comme à gauche, sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial et la recouvre. Ici aussi, cette face, couverte par endroits de cellules cylindriques élevées et pourvue de nombreuses inégalités assez petites, est nettement distincte de la face opposée (fig. 5, pl. XV). A 120 μ environ de l'ostium abdominale tubae et dans le sens caudal, on y voit un enfoncement de l'épithélium, composé de cellules cylindriques courtes qui pénètre obliquement dans le mésenchyme et est creusé d'une lumière. Ce n'est que dans la région du paroophore que l'épithélium de cette région s'abaisse.

Dans le sens antéromédian, un prolongement court de l'épithélium cylindrique élevé du sillon de Muller se dirige vers l'extrémité céphalique de la glande génitale.

2. *Embryon mâle de 3 cm. (env. 2 1/4 mois).*

Le sillon de Muller est, *des deux côtés*, beaucoup plus court que dans le cas précédent. Outre l'ostium proprement dit du canal de Muller qui s'ouvre dans le sens postéro-latéral, on trouve, environ 40 à 50 μ plus bas et plus en dedans, une deuxième communication, ouverte à droite, pleine à gauche, par laquelle l'épithélium du canal de Muller s'unit à l'épithélium superficiel du bourrelet rénal primordial, un peu plus élevé en cet endroit. Juste au-dessus de l'ostium, l'épithélium du sillon de Muller passe par transition dans celui

de l'extrémité supérieure de la glande génitale. Dans cette région, trois tubes épithéliaux à lumière discontinue partent de l'épithélium et se ramifient. A droite comme à gauche un de ces tubes pénètre jusqu'au milieu du tissu du bourrelet rénal primordial. La fig. 6, pl. XV montre cette disposition.

Un peu plus haut, à l'extrémité supérieure du bourrelet uro-génital, l'épithélium du sillon de Muller communique avec l'épithélium plus élevé des irrégularités superficielles postérieures que j'ai décrites en détail dans le cas précédent. Celles-ci cheminent des deux côtés d'une manière analogue, mais ne sont peut-être pas aussi bien marquées que chez l'embryon précédent. Dans le mésenchyme des saillies feuilletées on voit, sur presque toute leur longueur, des masses et des bandes hyalines, ainsi que des cellules de mésenchyme en voie de dégénérescence. L'épithélium y est aussi le plus souvent du type cylindrique surbaissé (fig. 6 et 7, gl. pl. XV).

De même la face postérieure du bourrelet rénal primordial est tapissée d'un épithélium, en partie cylindrique, plus élevé que sur la face antérieure, et dont la surface est hérissée de petites inégalités très nombreuses. On observe, en rapport avec cette face postérieure, des formations cellulaires bien délimitées, dont la forme et les dispositions sont les suivantes : D'abord, *à droite*, à la hauteur de l'ostium abdominale du canal de Muller, tout près des irrégularités superficielles postérieures, et latéralement, un petit globe cellulaire plein, rattaché à l'épithélium superficiel, mesurant $30 \times 40\ \mu$ de diamètre, est englobé dans le mésenchyme. Plus caudalement, à $400\ \mu$ environ de ce point, au milieu de la face postérieure du bourrelet rénal primordial, existe une formation analogue entourée de noyaux du mésenchyme en voie de dégénérescence (fig. 7) ; et enfin un peu plus bas, sur la même face, existe une protubérance à large pédoncule inséré médialement par rapport à la trompe, et dont le mésenchyme un peu épaissi renferme une vésicule entièrement close, mesurant $25 \times 40\ \mu$ de diamètre (fig. 7). Les cellules cylindriques de cette vésicule semblent bien conservées. *A gauche*

on trouve seulement, à la hauteur de l'ostium abdominale, et en dedans de lui, une vésicule cellulaire de $30 \times 40 \mu$ de diamètre, englobée dans le mésenchyme, et communiquant par une fine lumière avec la cavité du cœlome. A part ces détails, la disposition ressemble à celle décrite dans le cas précédent.

3. *Embryon de 4,5 cm. (env. 2 1/2 mois).*

A *droite*, un peu au-dessous de l'union des deux quarts inférieurs du rein, la partie périphérique du pli du ligament phrénique s'élargit subitement dans le sens caudal et se recouvre sur sa face ventrale de cellules cylindriques. Sur les coupes suivantes, on peut déjà distinguer une partie médiale antérieure, en forme de cœur (l'extrémité céphalique de l'ovaire), et une partie latérale et postérieure (l'extrémité céphalique du bourgeon rénal primordial). Sur la face antéro-latérale et postérieure du sommet du bourgeon rénal primordial, l'épithélium est de forme cylindrique (fig. 8, pl. XV). Mais à 120-150 μ environ de l'extrémité céphalique de ce bourgeon, la face latérale est déjà revêtue de cellules cubiques surbaissées. Sur la face antérolatérale, l'épithélium cylindrique élevé délimite un sillon net et, sur la face postéro-latérale, on peut aussi reconnaître une région où l'épithélium est encore cylindrique (fig. 9, pl. XV). Sur les coupes suivantes, dans le sens caudal, cette région peut être suivie sous l'aspect d'un ruban d'épithélium cylindrique, qui bientôt (à 180-190 μ de l'extrémité céphalique du bourgeon rénal primordial), s'élève avec le tissu de mésenchyme environnant et forme une protubérance à large tige bien délimitée (fig. 10, pl. XV). Cette protubérance renferme dans son mésenchyme une vésicule cellulaire close, visible sur 4 coupes, dont l'épithélium cylindrique court touche à l'épithélium cylindrique ou cubique de la surface ; le diamètre de la lumière mesure 2 à 3 fois environ la hauteur des cellules épithéliales. Plus loin dans le sens caudal, on peut encore suivre avec certitude pendant 200 μ le ruban d'épithélium cylindrique, bien qu'il

ne tranche pas avec une entière netteté sur les cellules cubiques plus aplaties qui l'entourent (fig. 11, pl. XV). Alors il redevient plus distinct et forme un enouvelle protubérance, absolument identique à la première, et renfermant elle aussi une vésicule cellulaire close englobée dans le mésenchyme (fig. 12, pl. XV). Plus loin encore dans le sens caudal, ce n'est plus que sur quelques coupes que, dans la région correspondante, on peut découvrir ça et là quelques groupes isolés de cellules épithéliales surélevées.

L'épithélium cylindrique surélevé de la face antérolatérale de l'extrémité céphalique du bourgeon rénal primordial, de structure sulciforme, dont il a été question plus haut, peut être suivi dans le sens caudal sur une longueur de 150 μ. A cet endroit, le sillon se ferme en un canal clos (le canal de Muller). Mais ensuite (30-40 μ plus bas) l'épithélium cylindrique du canal entre en contact par deux cordons épithéliaux, pour la plus grande partie solides, avec l'épithélium cubique plat de la surface du ligament.

Les canalicules du rein primordial, sur les coupes où ils se rencontrent, sont toujours faciles à suivre et à distinguer des surfaces épithéliales ci-dessus mentionnées.

A gauche, la disposition des surfaces épithéliales est la même qu'à droite, sauf quelques modifications que je signalerai brièvement. Le ruban épithélial de la face postérolatérale du bourgeon rénal primordial, très distinct à droite, ressort peu nettement ici ; il peut manquer sur quelques coupes, puis devenir plus distinct un peu plus bas, de sorte qu'en s'aidant de la disposition trouvée à droite, il n'est pas difficile de suivre ce ruban du côté gauche. A l'extrémité céphalique du bourgeon rénal, son union avec l'épithélium cylindrique surélevé du sillon de Muller est certaine, et on trouve enclavée dans le mésenchyme, à environ 160-180 μ de la pointe du bourgeon rénal primordial, une vésicule cellulaire dont l'épithélium touche à celui de la surface, et dont on voit le hile sur 3 ou 4 coupes. Cependant on ne trouve pas ici de protubérance comme à droite,

et le mésenchyme, dans le voisinage de la vésicule cellulaire, ne s'épaissit pas plus qu'il ne le fait à droite. Environ 200 μ plus bas, le long du ruban d'épithélium cylindrique, on trouve aussi à gauche une seconde vésicule semblable, mais formée de cellules plus basses et plus pâles, en union étroite avec l'épithélium surélevé de la surface.

La longueur du sillon de Muller, depuis l'extrémité céphalique jusqu'au commencement du canal clos, atteint environ 230-250 μ. Cet épithélium présente de nombreuses irrégularités ; après que le sillon a perdu ses deux dernières communications ventrales avec la cavité péritonéale, une nouvelle communication s'ouvre encore latéralement environ 50 μ plus bas. —

Dans le cas que nous venons de décrire, on ne voit pas de traces distinctes d'irrégularités postérieures, au voisinage du prolongement caudal du ligament phrénique, sur la face postérieure du bourgeon rénal, comme il y en avait dans les cas précédents.

4. *Embryon de 5 cm. (env. 2 3/4 mois).*

Je ne dispose que de la série des coupes du côté gauche.

La disposition est assez analogue à celle du cas précédent. Par suite de la descente de la glande génitale, le sillon de Muller n'est pas aussi vertical, mais est incliné vers l'extrémité céphalique de cette glande. A quelque distance de l'ostium du canal de Muller, le sillon est de nouveau, sur quelques coupes, transformé en un canal par un bourrelet de mésenchyme qui forme pont, et là l'épithélium du sillon présente de nombreux enfoncements et saillies irréguliers.

Ici aussi, on peut, sur la face postérolatérale du pôle céphalique du bourgeon rénal primordial, suivre avec une certaine netteté et sur une grande longueur, un ruban d'épithélium cylindrique surbaissé qui, à son extrémité céphalique, est en connexion avec l'épithélium de Muller, et qui court dans le sens céphalocaudal. Cet épithélium présente partout de petites irrégularités ainsi que des enfoncements et saillies ;

il se distingue très peu nettement des cellules cubiques qui l'entourent, et son étendue en largeur semble par endroits plus grande que dans le cas précédent. Dans la région de cet épithélium cubique, presque cylindrique, à environ 260-270 μ plus bas que le pôle céphalique du bourgeon rénal primordial, on trouve sur quelques coupes, à quelque distance l'une de l'autre, deux formations épithéliales enclavées dans le mésenchyme. L'une est visiblement une invagination pleine de l'épithélium superficiel, qui, à cet endroit, est du type cylindrique ; cette invagination pénètre d'environ 50 μ dans le tissu du mésenchyme. L'autre, forme une vésicule cellulaire englobée aussi dans le mésenchyme, présentant une lumière étroite, et dont l'épithélium cylindrique bas touche à celui de la surface, qui est bien plane.

Environ 140-160 μ plus bas, on retrouve sur quelques coupes transversales deux nouvelles formations épithéliales. L'une se présente ici aussi comme une invagination oblique de l'épithélium cylindrique superficiel un peu plus élevé ; mais on peut constater, entre les cellules cylindriques, une lumière en forme de fente, communiquant par une fine ouverture avec la cavité péritonéale. L'autre, au contraire, est une vésicule cellulaire close, enclavée dans le mésenchyme d'une protubérance semblable à celles décrites du côté droit dans le cas précédent, mais un peu plus grande. L'épithélium superficiel de la protubérance est serré et du type cylindrique. Sur les coupes suivantes situées plus bas, l'épithélium superficiel prend bientôt la forme cubique ou plate sans aucune irrégularité.

5. *Embryon mâle de 5 cm. (env. 2 3/4 mois).*

Par le revêtement épithélial des différentes faces du bourrelet rénal primordial, ce cas est assez semblable à l'embryon de 5 cm. qui vient d'être décrit. Cependant, la direction des coupes permet de suivre plus aisément certaines autres formations.

Sur une coupe, on voit, *à droite*, très distinctement, sur

la ligne médiane et en arrière, l'épithélium du sillon de Muller se prolonger dans deux directions : d'une part sur le revêtement de la glande génitale, et de l'autre sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial, assez près de l'insertion du prolongement basal du ligament phrénique (fig. 13, pl. XV). Ici commence, à peu près comme un prolongement de cet épithélium surélevé, un pli ou cordon de mésenchyme, en partie déchiqueté sur la coupe transversale, cheminant dans le sens céphalocaudal, semblable à celui décrit dans les deux premiers cas (2,3 et 3 cm.). Ce cordon peut être suivi jusque dans la région où apparaissent les grands glomérules du paroophore, sur une longueur d'environ 450 μ. Vers son milieu, il mesure jusqu'à 25 × 30 μ ; par endroits, il augmente beaucoup de largeur, mais il n'y a pas de relation entre ces dilatations et les formations cellulaires circonscrites qui se trouvent sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial.

A droite il y a, en effet, outre quelques enfoncements très superficiels de l'épithélium cylindrique surbaissé, 4 vésicules cellulaires arrondies, closes et creuses, à des distances respectives de 70, 280, 330, et 450 μ de l'ostium abdominal de la trompe, qui est unique dans ce cas. Les deux vésicules extrêmes, englobées dans une protubérance hémisphérique, montrent des cellules bien conservées, du type cylindrique assez élevé, serrées les unes contre les autres. Les deux vésicules moyennes sont un peu plus petites ; leurs cellules à peu près cubiques semblent en partie en voie de dégénérescence, et il n'y a pas de paroi nette de mésenchyme. Entre ces vésicules et l'épithélium superficiel il y a quelques cellules épithéliales dégénérées.

A gauche, les épithéliums superficiels et les invaginations épithéliales ont la même forme qu'à droite. Par contre, on n'y voit qu'une masse cellulaire pleine, nette bien que fortement dégénérée, située dans une protubérance du mésenchyme analogue à celle décrite à droite. Le pli du mésenchyme sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial a ici aussi la même forme et la même étendue. —

Il est peut-être bon de noter que, dans le cas présent, on voit des deux côtés que, à l'encontre de ce qui a lieu sur la face antérieure du bourrelet rénal primordial, les noyaux du mésenchyme, sur la face postérieure, ne sont pas placés immédiatement sous les cellules épithéliales, mais qu'ils en sont nettement séparés par une couche de tissu fibrillaire d'apparence assez homogène. Ce tissu, sur les préparations à l'hématéine et au van Giesen, se colore à peu près en gris rougeâtre, mais prend sous l'épithélium qui revêt le cordon de mésenchyme une couleur rouge plus claire. Comme ce tissu fibrillaire est en ces endroits particulièrement épais et semble par places tout à fait homogène, les coupes transversales du cordon donnent souvent des images semblables à celles d'un glomérule du rein définitif en voie de dégénérescence hyaline.

---

6. *Fœtus de 8,0 cm. (env. 3 1/4 mois).*

Les différentes régions des ligaments ovarien et tubaire sont nettement différenciées ; je désignerai donc, dans la suite, la partie correspondant à la face postérieure du bourgeon rénal primordial, sous le nom de face antérieure du méso-salpinx, etc.

Les coupes ont, *à droite*, entamé les annexes un peu obliquement, de sorte que la topographie assez compliquée de cette région ne s'éclaircit qu'avec quelque peine. Du milieu du sillon de la fimbria, revêtu de cellules cylindriques élevées, partent deux canaux pourvus d'une lumière assez fine, qui cheminent vers le rete ovarii, déjà nettement indiqué comme un blastème massif. L'épithélium cylindrique surélevé de la fimbria, se continue peu à peu, sur les côtés, dans des cellules cylindriques plus basses, puis cubiques. De l'endroit où se fait cette transition, partent encore deux canaux semblables ; mais on ne peut les poursuivre nettement jusqu'au rete comme les deux premiers, qui viennent en contact net avec les cellules extrêmes des cordons du rete. Le rete est formé par un amas irrégulier de cordons cellulaires qui présentent des lumières discontinues.

Sur la face antérieure du mésosalpinx, tout à fait au voisinage de l'entonnoir de Muller, mais séparée de lui par un enfoncement de la surface ligamentaire recouvert de cellules cubiques, on trouve une protubérance mésenchymateuse allongée à pédicule très large. A l'intérieur de cette protubérance, existe une cavité pourvue d'un revêtement serré de cellules cylindriques élevées (fig. 14, pl. XV). Au sommet de cette formation, la cavité est en connexion par une très fine ouverture avec la cavité péritonéale. A l'endroit précis de cet ostium, l'épithélium cylindrique élevé devient cubique aplati. — Sur les mêmes coupes, l'épithélium de Muller, qui beaucoup plus haut s'est déjà fermé en un canal, envoie un prolongement large et creux vers la surface antérieure du ligament ; ce prolongement s'unit à plein canal avec une invagination de la surface ligamentaire, revêtue de cellules cubiques surbaissées.

Sur les coupes suivantes, dans le sens caudal, on ne peut pas, comme dans les cinq cas précédents, suivre nettement sur la face antérieure du ligament, un ruban plus ou moins net d'épithélium plus élevé. Cependant, à 200 μ environ de la protubérance ci-dessus décrite, à mi-distance à peu près entre le canal de Wolff et l'insertion du mésosalpinx au ligament large, un épithélium un peu plus élevé commence à se marquer ; il chemine dans le sens médiocaudal sous la forme d'un ruban de cellules cylindriques basses, assez large, mais mal délimité Bientôt se dessinent dans la région de cet épithélium de nombreux enfoncements et saillies irréguliers et de petites dimensions ; en quelques endroits ils déterminent la formation d'amas cellulaires pleins, en partie séparés de la surface, mais toujours en contact avec elle. En deux endroits, il se forme des saillies du mésenchyme ayant presque la taille de la protubérance reproduite dans la figure, mais qui ne renferment pas d'épithélium cylindrique élevé.

A 440 μ environ de la protubérance décrite en premier lieu, on trouve sur quelques coupes successives, deux formations arrondies, pourvues d'une lumière et constituées par

des cellules cylindriques. Cependant, l'amas cellulaire situé le plus près du ligament large, et qui s'ouvre dans la cavité péritonéale, est le seul qui renferme des cellules cylindriques hautes, serrées et bien conservées. L'autre est clos ; il se trouve à peu près à la hauteur du canal de Wolff ; sa lumière est tout juste visible, et son revêtement se compose de cellules cylindriques plus courtes, par endroits irrégulièrement agencées. Les irrégularités superficielles se poursuivent sur la face antérieure du ligament sur 150 à 250 μ environ, pour disparaître ensuite graduellement. En même temps l'épithélium s'aplatit, comme celui du voisinage.

A gauche, la disposition ressemble tellement à celle qui vient d'être décrite pour le côté droit, que je me contenterai de signaler brièvement quelques points importants. Une formation à peu près identique à la protubérance ci-dessus décrite se présente ici aussi (fig. 15, pl. XVI) dans le voisinage de l'ostium tubaire, qui montre au moins deux abouchements différents s'ouvrant dans la cavité péritonéale (fig. 15). Les coupes ayant une direction oblique, on ne peut indiquer de mesures précises quant à la place des deux autres formations cellulaires qui se voient encore. Toutes deux sont un peu au-dessous du canal de Wolff, et n'ont pas de pédoncule. L'épithélium de l'une est disposé tout comme celui de la protubérance ; celui de l'autre est au contraire enfoncé dans le mésenchyme ; il délimite une lumière circulaire et se trouve réuni à l'épithélium superficiel par un cordon épithélial solide. L'épithélium superficiel de la face antérieure du ligament offre, avec ses enfoncements et ses saillies, une structure analogue à celle du cas précédent. Deux cordons épithéliaux pleins, assez difficiles à suivre, cheminent ici aussi de l'épithélium de la fimbria au blastème du rete.

7. *Fœtus de 9 cm. (env. 3 1/2 mois).*

Les coupes, pour la plupart d'une épaisseur de 20 μ, commencent loin de l'ostium tubaire dans le sens céphalique.

Sur les premières coupes (il manquait malheureusement dans le bloc des parties situées encore plus crânialement), on trouve *à droite* deux corpuscules de Malpighi. La cavité capsulaire de Bowman du corpuscule situé le plus près de la ligne médiane, est rattachée à la cavité cœlomique par un pont cellulaire creux, qui aboutit à un enfoncement net de l'épithélium cœlomique, plus abondant à cet endroit (fig. 16, pl. XVI). Sur les coupes de 20 μ cn peut, par des séries de mises au point, reconnaître, à mon avis d'une façon nette, la présence dans ce pont d'une lumière cylindrique. Sur les coupes suivantes, l'enfoı cement de l'épithélium cœlomique se laisse nettement reconnaître sous l'aspect d'un sillon, jusqu'à un point où le second corpuscule, latéralement placé, envoie aussi vers ce sillon un pont analogue au premier, mais qui n'est pas aussi sûrement creux (fig. 17, pl. XVI). Plus bas, le sillon s'étale, et on ne trouve plus d'amas de noyaux d'épithélium cœlomique permettant d'en suivre la trace. Les deux corpuscules de Malpighi ont un diamètre moyen de 60 à 100 μ ; ils offrent une cavité capsulaire de Bowman assez nette ; le glomérule se présente comme un amas compact de noyaux, et on ne trouve que par endroits dans les capillaires des globules rouges du sang.

Sur les 400 μ suivants dans le sens caudal, on trouve, plus vers la ligne médiane, des restes très atrophiés et aplatis de deux corpuscules de Malpighi, et, plus dans le sens latéral, vers la pointe du ligament phrénique, un corpuscule un peu mieux conservé. Ce dernier semble, à l'inverse des corpuscules médians atrophiés, être rattaché par un amas solide de noyaux à la surface de l'épithélium du cœlome, laquelle est ici plane. Sur les 600 μ suivants, on ne rencontre ni corpuscules de Malpighi, ni épaississements de l'épithélium du cœlome ; puis on retrouve, à peu près à la hauteur de l'ostium tubaire, un corpuscule aplati et dégénéré, sans relations nettes avec ce qui l'entoure. Sur les 400 μ suivants, on trouve encore, avant les canaux spermatiques, quelques restes très indistincts de corpuscules, jusqu'à ce qu'apparaissent les corpuscules plus grands du paroophoron. On ne voit pas d'union

entre ces corpuscules, appartenant à la région de l'époophoron, et les canalicules rénaux principaux.

Du *côté gauche*, on rencontre des restes de corpuscules de Malpighi appartenant à la région de l'époophoron, à peu près dans le même ordre qu'à droite ; mais on ne peut constater nulle part d'anastomoses en forme de pont avec l'épithélium cœlomique.

Sur les premières coupes des annexes *droites*, qui, à l'extrémité céphalique, forment une saillie libre dans la cavité abdominale, on reconnaît le sillon de Muller avec son épithélium cylindrique élevé ; il a un parcours à peu près transversal. Dans le sens caudal, et vers la ligne médiane, le sillon se continue graduellement dans l'épithélium superficiel cylindrique de l'ovaire. Un peu plus haut, le sillon envoie un prolongement solide et creux de son épithélium, visible sur 3 coupes (60 μ) ; ce prolongement se dirige vers le rete ovarii visible sur les coupes suivantes, et dont la masse est assez nettement délimitée.

Dans le sens antérolatéral, le sillon de Muller se continue dans le canal de Muller par un ostium sans solution de continuité. Du haut épithélium du pavillon de la trompe part, dans le sens caudal, un ruban d'épithélium cylindrique surbaissé qui suit le parcours du pli tubaire ; dans certaines régions bien délimitées, l'épithélium y prend l'aspect hautement cylindrique et montre des enfoncements et saillies irréguliers. Ce ruban épithélial se laisse suivre le long du pli tubaire au moins sur la moitié de la longueur de la trompe.

Sur la face antérieure du mésosalpinx, on trouve, à environ 30 μ plus bas que le pavillon de la trompe et à 100 μ de ce pavillon, dans la direction des canaux de l'époophoron, un globe cellulaire creux, de 50 à 30 μ de diamètre, dont la cavité semble communiquer avec la cavité péritonéale, et dans le voisinage immédiat de laquelle les cellules épithéliales du cœlome sont un peu plus serrées et plus fortement colorées. Plus bas, on ne peut plus suivre sur la face antérieure

de restes nets d'un ruban d'épithélium élevé ; mais, à 220 μ du globe cellulaire ci-dessus, on trouve sur la face antérieure du ligament, un peu au-dessous du canal de Wolff, un enfoncement de l'épithélium superficiel en forme de tube, pénétrant d'environ 50 μ dans le tissu ligamentaire, ayant un diamètre de 15 μ, et revêtu de cellules cubiques. L'ostium de cette formation est assez étroit, et on remarque dans son voisinage plusieurs enfoncements et saillies irréguliers de l'épithélium cœlomique ; ce dernier est peut-être un peu épaissi à ce niveau.

A gauche on trouve, à l'extrémité céphalique de la surface antérieure du ligament, un ostium assez étroit, réuni par un canal court, revêtu de cellules cubiques, à la cavité du canal de Muller tapissée d'épithélium cylindrique élevé. Environ 50 μ plus, bas est situé le véritable pavillon de la trompe, revêtu de cellules cylindriques élevées. A peu près à la hauteur de ce pavillon, on voit, sur la face antérieure du ligament, trois globes cellulaires creux de structure assez semblable à celle trouvée à droite ; cependant ils sont tous un peu plus grands (environ 80 × 35 μ de diamètre) (fig. 18, pl. XVI). Le plus éloigné de l'ostium tubaire est enclavé dans une protubérance du mésenchyme semblable à celles décrites plus haut, mais avec un pédoncule plus long. Il communique avec la cavité du cœlome d'un côté de la protubérance par un ostium, et de l'autre par un pont solide de cellules épithéliales. Les deux autres globes, plongés dans le mésenchyme du ligament, sont reliés à l'épithélium du cœlome, de forme à peu près cubique ou plate, par de simples cordons courts et pleins de cellules épithéliales ; ils sont situés à environ 150 et 250 μ en avant de l'ostium tubaire. L'un de ces globes (fig. 19, pl. XVI) porte à son extrémité opposée à la cavité du cœlome, un globe accessoire, en partie nettement dégénéré, et dont l'intérieur, partiellement rempli de cellules du mésenchyme, ne communique pas avec la cavité du globe principal.

Plus bas, on ne trouve plus de ces globes, ni d'enfonce-

ments de l'épithélium du cœlome, lequel est un peu relevé par endroits. On ne rencontre pas davantage de ruban d'épithélium surélevé sur la face antérieure du mésosalpinx ; mais je puis affirmer en tout cas qu'en général l'épithélium, dans la partie latérale de la face antérieure du mésosalpinx, est plus élevé (à peu près cubique) que sur la face postérieure, où, près de l'ostium tubaire, il devient tout à fait plat.

A gauche, on ne peut pas trouver d'indices certains d'une continuité entre les épithéliums de la fimbria et du rete.

Il faut remarquer que je n'ai pu trouver, dans le voisinage immédiat de tous les canalicules et globules cellulaires décrits jusqu'ici, de traces appréciables d'une accumulation d'éléments du mésenchyme autour de ces formations. C'est au contraire nettement le cas pour les canalicules de l'époophoron, qui cheminaient toujours nettement distincts des éléments épithéliaux dont il a été question dans la description qui précède.

8. *Fœtus de 11,0 cm. (env. 3 3/4 mois).*

Tout près de l'ostium tubaire, l'épithélium du canal de Muller, *à droite*, entre en connexion par des prolongements épithéliaux en partie solides, avec l'épithélium du cœlome sur la face antérieure du ligament. Quelques coupes plus bas, partant de la portion antérieure de l'épithélium du sillon de Muller, un enfoncement de cet épithélium plonge dans le mésenchyme. On le suit sur une longueur d'environ 220 μ, sous la forme d'un canal épithélial sans paroi mésenchymateuse, cheminant parallèlement au sillon de la fimbria ovarica et un peu en avant d'elle. Tout près de sa terminaison dans le mésenchyme, commence un second canal qui semble prolonger pour ainsi dire le premier ; il va en s'élargissant, et s'ouvre environ 90 μ plus loin dans la partie inférieure et au milieu du sillon de la fimbria. Environ 120 μ plus bas, la partie la plus profonde de ce sillon se resserre en un canal épithélial ; et ce canal, qui sur les coupes suivantes a une

lumière large de 50 sur 70 μ, chemine, profondément enclavé dans le mésenchyme du tissu de la fimbria, non loin du méso-ovarium. Au bout de 150 μ, à la limite entre le mésovaire et le mésosalpinx, il est arrivé au contact du rete, et se poursuit encore sur 100 μ environ sur le côté du mésovaire, entouré du blastème du rete. Il n'y a pas ici de communication ouverte avec les cordons du rete, qui sont en majeure partie pleins. Le canal se laisse encore suivre 100 μ plus bas, toujours avec une lumière circulaire nette et un épithélium cylindrique ; cependant, il se tourne un peu plus vers le mésosalpinx, et se termine en cul-de-sac dans la partie inférieure de cet organe, tout près des terminaisons en cul-de-sac de deux canalicules de l'époophore. On ne voit pas que les épithéliums de ces canalicules se touchent ; mais leurs parois concentriques de mésenchyme se mêlent étroitement. On pourrait, en effet, constater autour de ce canal, d'une longueur totale d'environ 350 μ, une accumulation peu épaisse de noyaux de mésenchyme disposés concentriquement, et se poursuivant sur la plus grande partie de sa longueur.

Au voisinage de l'endroit où ce canal se détache du sillon de la fimbria, et encore un peu plus loin dans le sens médial, on peut constater la présence de plusieurs bourgeons épithéliaux pleins, assez indistincts et courts, partis de l'épithélium superficiel, de structure à peu près cubique, au voisinage de la fimbria.

Il n'y a pas de globes cellulaires nets dans le voisinage de l'ostium tubaire, ni d'épaississements épithéliaux sur la face antérieure du mésosalpinx, jusqu'à une région bien délimitée, située un peu au-dessous du canal de Wolff, à environ 500 μ de l'ostium tubaire. Là, sur deux ou trois coupes, s'élève une saillie superficielle revêtue de cellules cylindriques courtes, et qui se détache sur la surface du cœlome revêtue de cellules cubiques surbaissées. Au-dessous de cette saillie et en communication avec elle par son épithélium, on trouve dans le mésenchyme un globe cellulaire analogue à ceux précédemment décrits, dont l'épithélium offre d'un côté le

type cylindrique haut, tandis que de l'autre il est en partie détruit et paraît remplacé par des éléments du mésenchyme. Les épithéliums de cette formation se colorent très mal.

A gauche on observe une complication plus grande. On trouve, à peu près à la même hauteur, *trois invaginations* distinctes de l'épithélium cylindrique surélevé du sillon de Muller (fig. 20, pl. XVI). La *première* se prolonge dans le canal de Muller qui, environ 100 μ plus bas que son embouchure, est relié par un canal large avec la surface antérieure du ligament, laquelle à cet endroit est revêtue de hautes cellules cylindriques.

La *seconde* se ferme aussi à l'extrémité céphalique en un canal à large lumière, qui traverse le ligament dans toute son épaisseur et arrive près de sa face postérieure, à laquelle il s'unit par un cordon cellulaire plein (fig. 21, pl. XVI), à 300 μ environ de son point de départ. A partir de cet endroit le canal s'enfonce davantage dans le tissu, chemine vers le mésovaire et se divise environ 150 μ plus loin en deux branches. L'une de ces branches communique directement avec la cavité péritonéale (fig. 22, pl. XVI) en un endroit situé dans le prolongement de l'ouverture ci-dessus ; l'autre s'enfonce encore davantage dans le ligament et chemine vers le rete ovarii. Ces deux communications du canal avec la surface du ligament, ainsi que le canal lui-même, sont situés dans une région qui, dans les cas normaux, correspond à la fimbria ovarica. Mais il n'y a pas de ce côté d'épithélium de fimbria proprement dit, du type cylindrique surélevé ; on constate seulement que l'épithélium superficiel, le long du parcours du canal ci-dessus décrit, est un peu plus haut que l'épithélium cœlomique du reste de la surface du ligament ; il offre à peu près le type cubique plat. Cet épithélium envoie au voisinage de l'ovaire, dans le mésenchyme du ligament, comme il le faisait à droite, des ramifications en partie pleines, en partie creuses ; je n'ai pas observé de communications entre ces ramifications et les cordons du rete.

La seconde branche du canal s'enfonce au contraire plus

avant dans le mésenchyme et, après un parcours d'environ 170 μ, atteint le rete ovarii. Puis elle se tourne vers le méso-salpinx et, 50 μ plus loin, s'unit à l'extrémité périphérique du troisième canal de l'époophoron (fig. 23, pl. XVI). Au point de réunion, la lumière du canal est nettement rétrécie, mais pourtant toujours reconnaissable. A partir de cet endroit, le canal revient vers le rete, l'atteint au bout de 100 μ environ et chemine encore sur 80 μ le long du rete, dont les cordons l'enserrent étroitement ; il disparaît enfin entre les cellules du rete.

Sur tout son parcours, compté à partir de la bifurcation précitée, le canal, long d'environ 400 μ, est revêtu de cellules cylindriques courtes; sa lumière est assez ronde, et l'épaisseur du canal, à partir de la membrane propre, mesure 30 × 30 μ environ. On trouve ici, comme à droite, un petit amas de noyaux de mésenchyme autour du canal.

La *troisième* des invaginations situées à l'extrémité céphalique de l'épithélium de Muller, se ferme aussi en un canal, mais chemine immédiatement au-dessous de la face antérieure du ligament et, à 50 μ environ de son point de départ, est en connexion avec l'épithélium superficiel, ici presque cubique (fig. 20, k.). A 80 μ environ de l'extrémité caudale du canal formé par la troisième invagination, on trouve dans le mésenchyme, au voisinage du ruban épithélial, mais nettement séparé de lui par du mésenchyme, un globe cellulaire plein ayant un diamètre de 30 × 40 μ environ, avec un épithélium cylindrique et une paroi nette de mésenchyme (fig. 20 et 22, pl. XVI).

9. *Fœtus de 11 cm. (env. 3 3/4 mois).*

A gauche, le sillon de Muller se ferme par un ostium simple en canal de Muller. A 400 μ environ de l'ostium, donc assez près de l'ovaire, part du milieu du sillon de la fimbria un canal ayant une lumière ronde, un diamètre d'environ 30 × 25 μ, et revêtu d'un épithélium cylindrique ; après un parcours de 150 μ, le canal, dont l'extrémité s'est

oblitérée, vient au contact de l'extrémité, également oblitérée, du premier canal de l'époophoron (fig. 24, pl. XVI). A la hauteur de ce canal partent de l'épithélium à peu près cubique de la région voisine de la fimbria, plusieurs enfoncements courts de l'épithélium superficiel, les uns pleins, les autres creux, qui s'engagent dans le mésenchyme.

Sur la face antérieure du ligament, à environ 300 μ de la saillie du canal de Wolff, s'élève une crête à demi séparée du ligament. Dans cette protubérance est englobée une vésicule (fig. 24) tapissée de cellules cylindriques élevées, mesurant environ 65 × 90 μ de diamètre, autour de laquelle le mésenchyme forme une enveloppe riche en cellules, nettement ordonnées en couches concentriques, et épaisse d'environ 50 μ. A la surface de cette protubérance, l'épithélium cœlomique qui en forme la limite est à peu près cubique ; plus bas, on peut remarquer çà et là, sur la face antérieure du ligament redevenue unie, un épithélium cubique un peu irrégulier, contrastant avec l'épithélium plat de la face postérieure du ligament. Là où cet épithélium cubique est plus élevé, il forme aussi, comme dans les cas précédents, des saillies et enfoncements, qui pourtant ne vont pas jusqu'à constituer des formations cellulaires circonscrites. Il y a lieu de signaler surtout une traînée de cellules plus hautes et se colorant plus fortement, qui commence à 400 μ environ de la protubérance ci-dessus décrite, et chemine sur une longueur d'environ 100 μ jusqu'au voisinage de l'attache du mésosalpinx avec le ligament large. Faisant suite à cette traînée on remarque un bourrelet saillant, de forme semi-circulaire en coupe transversale. Le mésenchyme de ce bourrelet est nettement en voie de dégénérescence avec des noyaux pycnotiques et des faisceaux fibrillaires de tissu conjonctif d'aspect homogène, à peu près hyalin, et se colorant d'une manière diffuse. Dans le sens médian et latéral, ce bourrelet s'abaisse graduellement et disparaît dans le tissu du ligament.

A droite, deux ou trois cordons épithéliaux en partie

creux, en partie pleins, partent aussi du sillon de la fimbria et s'enfoncent dans le mésovaire, où ils s'unissent à des formations isolées de la masse du rete, d'un parcours irrégulier, mais qui sont sûrement des cordons du rete (fig. 25, pl. XVI).

Sur les mêmes coupes commence à se dessiner, un peu plus bas que le canal de Wolff, une bande, formée de mésenchyme en voie de dégénérescence hyaline, faisant une saillie d'environ 35-40 μ sur la surface du ligament. On peut la suivre dans le sens médian sur une étendue d'environ 150 μ, et on est frappé en même temps de voir que le mésenchyme sous la face antérieure du ligament, au voisinage de cette bande, prend beaucoup mieux la fuchsine que le mésenchyme situé plus profondément dans le ligament ; il montre çà et là nettement des faisceaux fibrillaires d'aspect hyalin. De même on remarque, par endroits, dans cette région, un épithélium un peu plus élevé.

Plus loin, sur un parcours d'environ 150 μ, la face antérieure du mésosalpinx est assez unie. Mais on voit reparaître (à 500 μ environ de l'ostium abdominal de la trompe), un peu plus bas que le canal de Wolff, une protubérance unie au ligament par une base assez large, et renfermant une vésicule close d'aspect analogue à celle décrite à gauche. Sur les coupes plus rapprochées de la ligne médiane, la surface du ligament, entre la protubérance et le point d'attache du mésosalpinx, montre des plis inégaux, et on voit bientôt apparaître une bande analogue à celles qui se trouvent à droite plus latéralement et aussi à gauche, mais elle est ici beaucoup plus fortement développée. Elle chemine obliquement entre le mésosalpinx et le ligament, dans le sens médian, sur un parcours d'environ 200 μ ; dans son plus grand développement elle a environ 70 μ de largeur et 80 μ de hauteur ; elle est constituée en majeure partie par des faisceaux fibrillaires en voie de dégénérescence hyaline et serrés les uns contre les autres, avec des restes de noyaux pycnotiques (fig. 26, pl. XVI). La surface est revêtue de cellules cubiques plates, comme dans le voisinage. Plus près de la ligne médiane

la face antérieure du mésosalpinx devient bientôt urie, et se recouvre de cellules assez plates, comme sur la face postérieure.

10. *Fœtus de 16 cm. (env. 4 mois).*

Le pavillon unique de la trompe est déjà à ce stade bordé des ramifications de la fimbria, en nombre assez grand et qui s'élèvent aussi, bien que plus courtes, sur les côtés du sillon de la fimbria ovarica. Cette dernière a déjà pris sa forme définitive, s'insérant au pôle céphalique de l'ovaire et envoyant une ramification sur la face antérieure du ligament. L'épithélium élevé de la trompe et de la fimbria se distingue partout très nettement de l'épithélium du ligament qui l'entoure. Sous l'épithélium de Muller, on rencontre partout un amas nettement différencié d'éléments du mésenchyme. Cette couche de tissu musculo-fibreux de la fimbria, épaisse de 50 à 70 μ, passe par transitions dans celle de la trompe ; à l'autre extrémité, elle s'arrête brusquement à la limite ci-dessus indiquée entre l'épithélium de Muller et le reste du ligament.

A droite, deux formations épithéliales offrent de l'intérêt. Sur la face antérieure du ligament, à quelque distance du pavillon de la trompe, on trouve à peu près à la hauteur de la lumière de la trompe, dans une protubérance en partie pédonculée semblable à celles décrites précédemment, une vésicule cellulaire (125 × 250 × 260 μ), entourée de toutes parts d'une paroi de mésenchyme épaisse d'environ 70 à 90 μ, et dont l'épithélium ressemble entièrement à celui de la trompe. Les parois de mésenchyme de la vésicule et de la trompe sont par endroits en contact direct. Sur la face postérieure du ligament, tout près du milieu du bord de la fimbria ovarica, on trouve un enfoncement en cul-de-sac formé d'épithélium cylindrique élevé, très nettement délimité vis à vis de l'épithélium plat du ligament, et engagé dans le tissu de ce ligament. Une extrémité s'ouvre dans la cavité péritonéale, et l'ostium de ce sac, entouré d'une paroi

épaisse de mésenchyme, est séparé de l'entourage par un enfoncement circulaire, en forme de talus, de la surface du ligament, qui lui donne presque l'aspect d'un pédoncule ; l'autre extrémité pénètre à 150 μ de profondeur vers le sillon de la fimbria, et la paroi de mésenchyme est en connexion directe avec celle de la fimbria ovarica.

A gauche, sur la face postérieure du ligament et dans le sens latéral, on trouve une protubérance étroite, haute d'environ 230 μ, séparée de la fimbria par une gouttière profonde. Son sommet est revêtu d'un épithélium un peu plus élevé (du type cylindrique court) que la base et le voisinage (épithélium plat). Près du sommet de la protubérance, dans le mésenchyme assez peu épais et par endroits en voie de dégénérescence, est encastré un globe cellulaire creux (fig. 27, pl. XVI) de 25 × 50 μ de diamètre, formé de cellules cylindriques en dégénérescence. Le globe cellulaire communique par des cellules épithéliales polymorphes, elles aussi en voie de dégénérescence, avec l'épithélium du sommet.
Sur la face antérieure du ligament, à 250 μ environ du pavillon de la trompe, un peu au-dessous de la hauteur de la lumière de la trompe, on trouve une vésicule cellulaire à peu près ronde (30 × 40 μ environ de diamètre), englobée dans les couches superficielles du tissu du ligament. L'épithélium cylindrique, en voie de dégénérescence, est en connexion par des cellules également en dégénérescence avec l'épithélium plat de la surface. Au voisinage de la vésicule, on ne remarque qu'un amas peu épais de cellules de mésenchyme en partie dégénérées.

Du milieu environ du sillon de la fimbria, un fin canalicule creux s'enfonce dans le tissu du ligament. Il chemine sur 110 μ environ, avec une faible inflexion vers le rete ovarii, et se termine en cul-de-sac tout près de quelques canaux de l'époophoron, à 500 μ de distance environ du rete ovarii. Les cellules de ce canal sont du type cylindrique élevé, et le mésenchyme qui l'entoure est constitué à peu près comme celui des canalicules de l'époophore ou de la trompe.

11. *Fœtus de 18 cm. (env. 4 1/4 mois).*

A droite, il y a, à la surface du ligament, des formations épithéliales très nombreuses et dissemblables (fig. I à X dans le texte). D'abord partent de l'extrémité tubaire de l'épithélium de la fimbria (*F*) deux canaux larges (environ 50 × 180 μ de diamètre), revêtus d'un épithélium semblable à celui de

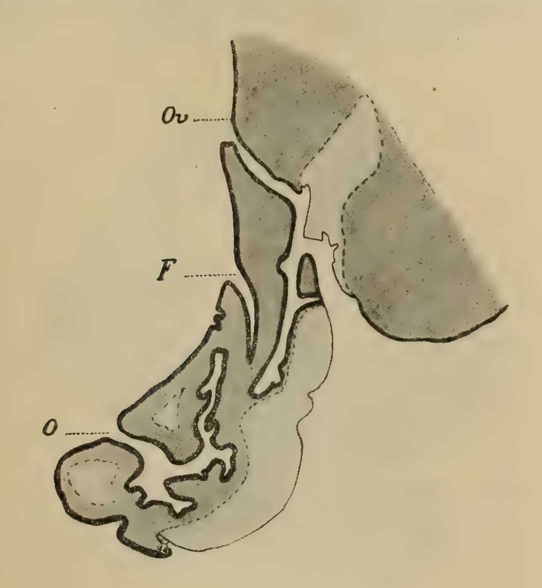


Fig. I.

la trompe, et avec une lumière irrégulière (fig. I à IV, *r. c.* et *CD.*). Ces canaux cheminent dans le sens médian, et se laissent suivre, tout près de la face antérieure du mésosalpinx, presque parallèlement à la trompe, sur une étendue de 150 et de 100 μ. Le premier canal (*r. c.*) s'ouvre ici sur la face antérieure du mésosalpinx ; il se poursuit, sous la forme d'une plaque, par endroits même légèrement pédonculée, d'un épithélium cylindrique élevé analogue à celui de la trompe (fig. IV, *E.*). Cette formation chemine dans le sens médian, en s'infléchissant un peu vers le bas, jusqu'à l'endroit où le second canal, terminé en cul-de-sac, arrive

au contact de cet épithélium cylindrique élevé (fig. IV, V, *E* et *CD*). Sur la section correspondant au parcours de ces canalicules, la face antérieure du ligament est irrégulière, avec des saillies feuilletées fréquentes (fig. IV).

Ces saillies, recouvertes le plus souvent d'épithélium plat, se poursuivent sur la face antérieure du ligament dans le sens médian et en s'infléchissant un peu vers le bas (fig. V). A 300 μ environ de l'extrémité aveugle du canalicule en

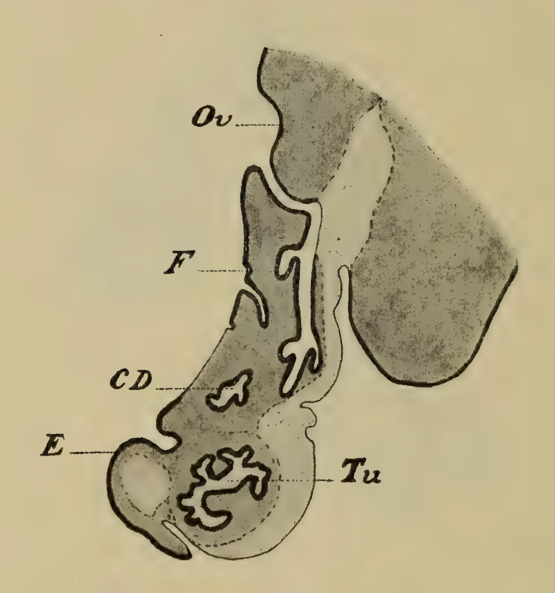


Fig. II.

question, on trouve, tout près de cette face antérieure, une vésicule (70 × 80 μ de diamètre) fermée (fig. VI, *V.*) constituée par de l'épithélium cylindrique élevé, dont la paroi mésenchymateuse, pourvue de noyaux assez abondants, est intimement unie au mésenchyme de la surface du ligament qui, à cet endroit, est plus riche en noyaux. L'épithélium superficiel est à cet endroit un peu plus élevé, du type cubique plat. Environ 100 μ plus loin, dans le sens médian et un peu inférieur, on trouve une vésicule semblable, mais communiquant par une lumière avec la cavité

du cœlome (fig. VII, *V. o.*). Puis, à 250 μ environ de cette vésicule, une troisième (80 × 140 μ de diamètre), close, de constitution analogue, englobée dans une protubérance en partie pédonculée (fig. VIII, *V.*) et, encore 200 μ plus loin, tout contre le point d'attache du ligament large au mésovaire et au mésosalpinx, une vésicule (80 × 90 μ de diamètre) semblable aux autres, et en connexion par un canal virtuel avec la cavité du cœlome (fig. IX, *V. o.*). De la région de

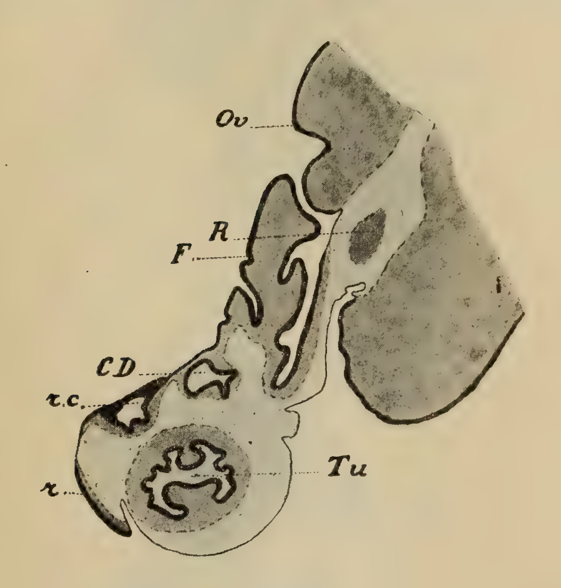


FIG. III.

cette dernière vésicule part un appendice à long pédoncule (fig. IX, *P.*), dont l'extrémité élargie en forme de massue renferme une vésicule (80 × 150 × 300 μ) entièrement fermée, de structure analogue aux précédentes (fig. X, *V.*).

En résumé, sur la face antérieure du mésosalpinx, partant de l'ostium abdominal de la trompe dans le sens médian et s'infléchissant vers les parties inférieures du mésosalpinx, on peut distinguer une zone du mésosalpinx où l'épithélium cylindrique de l'ostium abdominal de la trompe s'étend sur de grandes étendues soit en forme de canal, soit à la

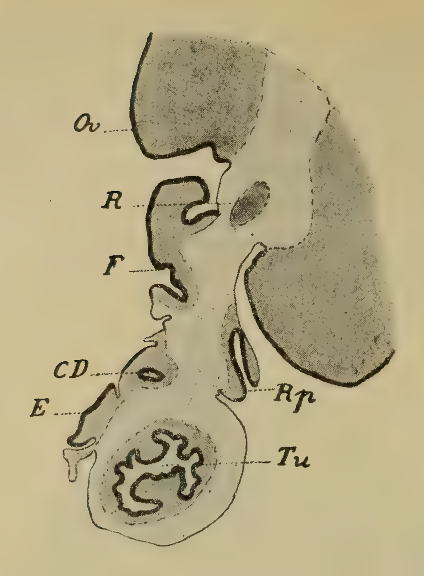


FIG. IV.

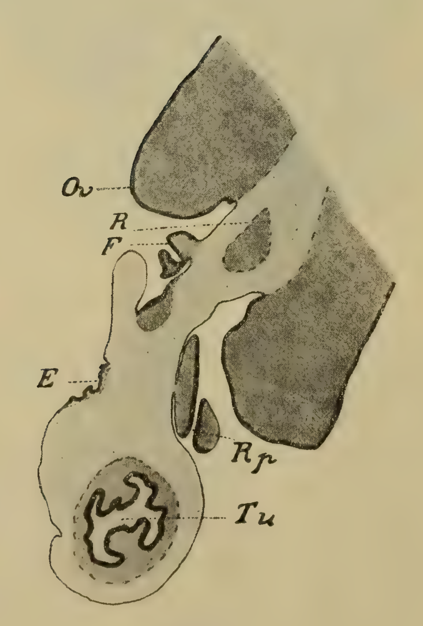


FIG. V.

surface du ligament. En outre, on rencontre dans cette zone vers la ligne médiane, à courte distance les unes des autres, 5 vésicules du type précédemment décrit, soit ouvertes, soit fermées, soit pédonculées, soit sans pédoncule. Enfin il faut noter que l'épithélium superficiel du ligament, dans les parties comprises entre les vésicules, est çà et là, par plaques, un peu relevé, allant à peu près du type cubique plat au type cubique. C'est seulement dans la

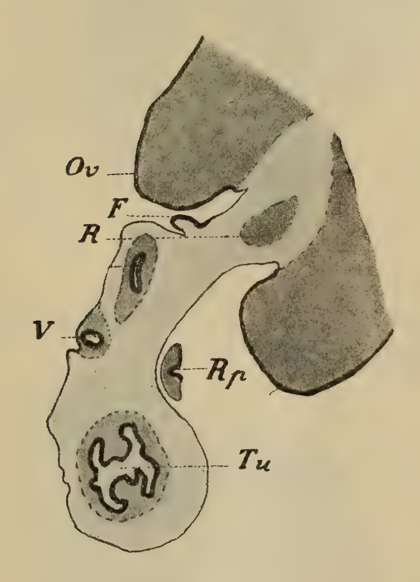


Fig. VI.

région correspondant à la partie médiane de cette zone qu'on trouve des canalicules de l'époophoron dans le tissu du ligament ; je n'ai pas pu voir de connexions entre ces canaux et les formations ci-dessus décrites.

Sur la face postérieure du ligament, on trouve, dans la zone correspondant à la région moyenne de la fimbria ovarica, mais bien distincte de l'épithélium et du tissu de celle-ci, une plaque irrégulière de tissu nettement analogue à celui de la fimbria. L'épithélium forme des enfoncements irréguliers, et le tissu du mésenchyme qui le supporte forme par endroits,

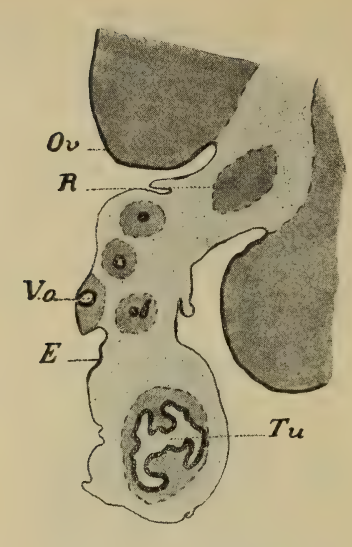


Fig. VII.

à la surface du ligament, des protubérances multidigitées (fig. IV-VI, *Rp*).

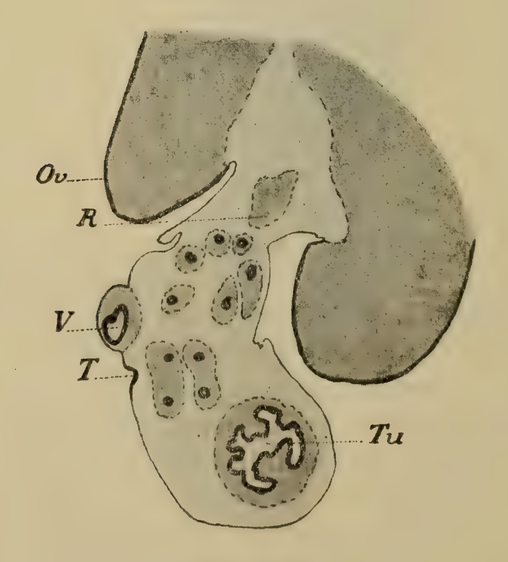


Fig. VIII.

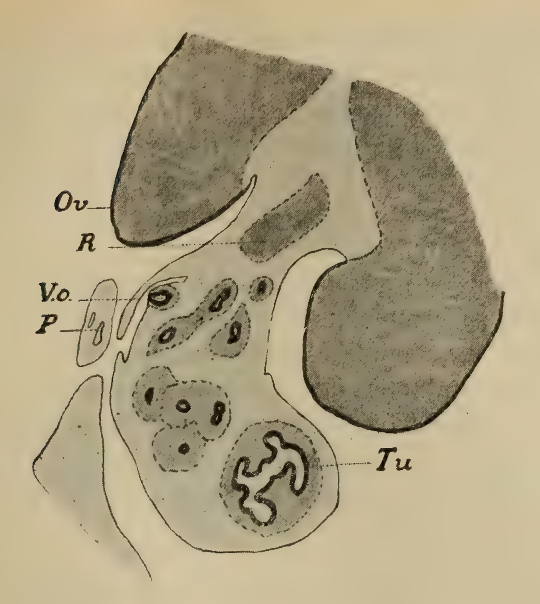


Fig. IX.

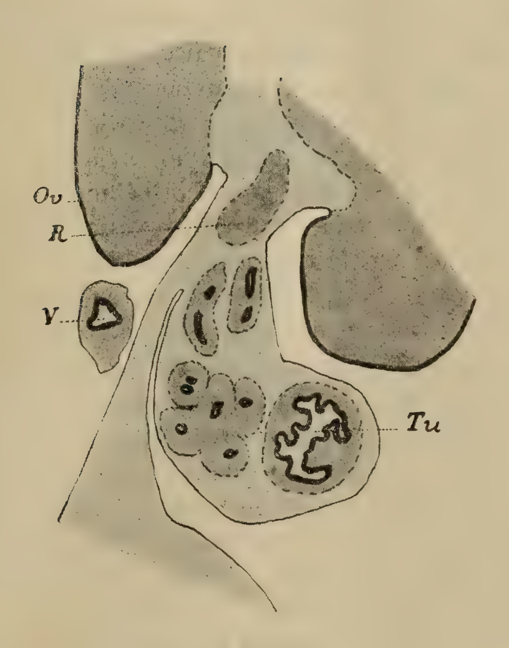


Fig. X.

A gauche, on rencontre un canal presque semblable à celui décrit à droite, long de 150 μ, partant de l'épithélium de la fimbria et cheminant sous la face antérieure du ligament. Il y a aussi, à l'endroit correspondant à peu près à la vésicule la plus médiane du côté droit, deux appendices à pédoncule bien formé, offrant à peu près les mêmes dimensions que l'appendice pédonculé de droite. Un de ces appendices renferme dans son mésenchyme une vésicule (environ 60 × 160 × 350 μ) communiquant largement avec la cavité du cœlome, et une seconde vésicule (environ 50 × 60 × 100 μ) close. Le second appendice renferme, au centre de son tissu, une vésicule close (90 × 150 × 200 μ) de la structure souvent décrite. Dans le voisinage des pédoncules, l'épithélium superficiel du mésosalpinx est, par endroits, presque cubique.

12. *Fœtus de 22,5 cm. (env. 4 3/4 mois).*

A droite, on trouve sur la face antérieure du ligament, à quelque distance de l'ostium tubaire, un appendice à long pédoncule renfermant trois formations épithéliales isolées. D'abord une cavité en large communication avec la cavité abdominale, revêtue d'un épithélium cylindrique surélevé qui, à l'ostium, se continue dans l'épithélium plat de la face externe de cet appendice. Puis deux vésicules closes, avec un épithélium en partie dégénéré, mais offrant par ailleurs la structure connue, et dont l'une est englobée dans une protubérance secondaire de l'appendice,en partie pédonculée. Le tissu de l'appendice renferme de nombreux vaisseaux gonflés de sang, dont les parois sont en partie déchirées et ont laissé pénétrer des corpuscules sanguins dans le tissu interstitiel. On voit aussi de nombreux grains d'hémosidérine, restes de corpuscules rouges du sang. — Plus loin, vers la ligne médiane et vers le bas, on rencontre encore un appendice à long pédoncule, assez grand, à l'intérieur duquel est enfermée une vésicule close (200 × 220 × 250 μ) revêtue d'un épithélium, qui forme quelques plis analogues à ceux de la

trompe et est entourée d'une paroi épaisse de mésenchyme et de nombreux vaisseaux sanguins. Plus loin encore dans le sens médian, tout contre l'insertion du mésosalpinx au mésovaire et au ligament large, une vésicule analogue, mais plus petite, est encore englobée dans une protubérance à demi pédonculée.

A gauche, se détache de la lumière de la trompe, à 200 μ environ de l'ostium tubaire abdominal et vers le plan médian, un canal mesurant au début 220 × 350 μ de diamètre, mais qui va en se rétrécissant graduellement, et se termine en cul-de-sac au bout de 300 μ, immédiatement au-dessous de la face antérieure du ligament. Ce canal est revêtu d'épithélium tubaire ordinaire, et entouré de mésenchyme analogue à celui de la trompe. A l'extrémité aveugle du canal, son mésenchyme touche la surface et forme en un endroit une saillie semblable à une protubérance, qui se détache légèrement de la surface environnante du ligament.

A un endroit correspondant à peu près au milieu de la fimbria, un appendice à large pédoncule part de la face antérieure du ligament. Le sac épithélial renfermé dans cet appendice, s'ouvre largement à une extrémité dans la cavité abdominale ; l'autre extrémité s'enfonce dans le tissu du ligament, et se termine en cul-de-sac tout contre la surface. Les cellules de la surface, ailleurs tout à fait plates, sont à l'endroit correspondant un peu plus élevées et plus serrées.

Un peu plus loin dans le sens médian et vers le bas se trouve, immédiatement sous la face antérieure du ligament, une formation cellulaire à demi pédonculée, analogue à celle existant à droite à la même place, et un appendice à long pédoncule. Ce dernier renferme une cavité épithéliale qui communique avec la cavité abdominale d'un côté par un canal épithélial virtuel (fig. 29, pl. XVII), de l'autre par un large canal (fig. 32). Les figures 29-32 (pl. XVII) montrent la constitution de cet appendice.

13. *Fœtus de 22,5 cm. (env. 4 3/4 mois).*

Dans le cas présent, on n'observe qu'une formation appendiculaire à *droite.* A 140 μ environ de l'ostium abdominal de la trompe, on remarque à la hauteur de la cavité tubaire un faible enfoncement de la surface du ligament revêtu de cellules plates. Le fond de cette invagination est en contact avec la paroi épithéliale d'une vésicule (170 × 350 × 360 μ) fermée de toutes parts et englobée dans le tissu conjonctif du ligament ; elle effre la même structure que les précédentes.

Une autre formation mérite encore d'être mentionnée. C'est un pli continu, cheminant du sens supéro latéral dans le sens inféro médian, qui, par sa configuration et son parcours, ressemble tout à fait aux irrégularités superficielles de la face postérieure du bourrelet rénal primordial décrite dans quatre stades précédents (I, II, V et IX). Il commence à la surface du ligament, qu'on peut ici appeler déjà ligamentum infundibulo-pelvicum, ou, en d'autres termes, sur le côté du ligament phrénique, et chemine obliquement entre la face antérieure du mésosalpinx et la partie supérieure du ligament large, sur un parcours d'environ 800 μ dans le sens médian. Par endroits, il apparaît en coupe transversale comme formé de deux saillies foliiformes de la surface du ligament. L'épithélium de revêtement est le plus souvent irrégulier et en voie de dégénérescence partielle. Le tissu conjonctif des plis est souvent formé de cellules pycnotiques et de fibres collagènes d'aspect en partie hyalin (fig. 28, pl. XVI).

A gauche, on ne rencontre pas de formations appendiculaires proprement dites. Il y a seulement, au voisinage du bord de la fimbria, sur la face antérieure et la face postérieure du ligament, quelques formations épithéliales insignifiantes, en voie de dégénérescence, qui forment tantôt de petites plaques d'épithélium cylindrique à la surface du ligament, tantôt de petits globes cellulaires solides dans les couches supérieures du tissu ligamentaire.

14. *Fœtus de 27,0 cm. (env. 5 1/2 mois).*

A droite, la fimbria ovarica est imparfaitement développée : la moitié inférieure environ du bord libre du mésosalpinx est revêtue de l'épithélium ordinaire du cœlome à type plat. Par contre, les feuillets de la fimbria sont très abondamment développés dans le voisinage de l'ostium tubaire, et se poursuivent un peu plus loin sur la face supérieure de la trompe dans le sens médian. De la partie inférieure du bord du mésosalpinx, part un appendice à pédoncule très long, dont la surface, à la partie périphérique, est revêtue d'épithélium cylindrique élevé. Cet épithélium se continue sans inégalité de surface dans une cavité étroite située à l'intérieur de l'appendice. Au voisinage de l'insertion de cet appendice, on trouve tout contre la surface une vésicule creuse et aplatie, dont l'épithélium cylindrique élevé est partiellement en voie de dégénérescence ; elle est enclavée entre des fibres de tissu conjonctif d'alignement longitudinal et d'aspect hyalin.

En outre, on a encore, sur la face antérieure du ligament, trois appendices à demi pédonculés, semblables par leur structure et leur situation topographique à ceux décrits déjà, mais de dimensions plus grandes. D'abord, à la hauteur de la lumière tubaire, une cavité mesurant environ 300 × 350 × 700 μ, dont l'épithélium cylindrique surélevé montre de nombreuses saillies semblables à des plis tubaires. Plus loin dans le sens médian et inférieur deux vésicules cellulaires (120 × 200 × 250 μ) avec une cavité irrégulière. La surface du ligament, dans leur voisinage, montre de nombreux plissements irréguliers, et par endroits un épithélium plat un peu plus serré. Ces trois cavités cellulaires sont entourées d'une paroi mésenchymateuse épaisse (de 50 à 60 μ).

A gauche, une large saillie des couches supérieures du tissu ligamentaire part à peu près de la place correspondant à celle des cavités non pédonculées mentionnées ci-dessus. (Cet endroit est situé un peu sur le côté du coin latéral supérieur de l'époophoron.) Cette saillie se ramifie bientôt en

trois appendices à long pédoncule. Deux de ces appendices renferment des vésicules cellulaires closes analogues aux vésicules non pédonculées du côté droit. Le troisième, le plus long, renferme aussi dans son tissu, qui est assez abondant, une vésicule close, aplatie, en voie de dégénérescence visible et sans paroi cellulaire ; mais plus loin vers la périphérie, l'appendice renferme encore une grande cavité avec de nombreux plis muqueux. Celle-ci s'ouvre largement dans la cavité abdominale par un ostium irrégulier. Plus loin dans le sens inféro médian, il y a encore un petit appendice pédonculé et fermé.

15. *Fœtus de 38 cm. (env. 7 mois).*

Les canalicules anormaux trouvés dans ce cas ont été déjà décrits en détail et reproduits par moi (*Anat. Hefte*, fasc. 137 (vol. 45), p. 632) ; je puis me contenter de les mentionner brièvement et de décrire les formations appendiculaires dont il n'a pas été fait mention dans l'article précité.

Partant du sillon principal de la fimbria, se détache des deux côtés un sillon latéral, qui chemine sur une certaine étendue sur la face antérieure du ligament (fig. 33, pl. XVII). Bientôt ce sillon se ferme en un canal qui s'enfonce jusqu'au milieu du tissu du ligament. *A droite*, le canal chemine sur environ 600 μ dans le sens médian et s'incline un peu vers le rete ; près de son extrémité terminée en cul-de-sac, il entre en connexion par un cordon épithélial plein avec les cordons du rete. *A gauche*, (fig. 33, pl. XVII), le canal se partage à 150 μ environ de son origine, en deux rameaux qui ont d'abord la même grosseur (fig. 35, pl. XVII). L'un se termine en cul-de-sac après un parcours d'environ 300 μ dans le sens médian. L'autre s'incline un peu vers le mésovaire et s'unit, comme le canal de droite, au rete ovarii, mais par un canal nettement pourvu de lumière. Le canal lui-même se poursuit, formé de cellules cubiques plates partiellement en voie de dégénérescence, sur un parcours d'environ 950 μ dans le sens médian. Il chemine alors dans le voisinage du rete ovarii, dont il reste pourtant toujours nettement séparé, et s'unit par trois rameaux en partie

creux aux canalicules du rete. A son extrémité médiane, le canal se fusionne par une communication ouverte, à ce qu'il semble, avec un des tubes médians de l'époophoron (*A* fig. 33).

On trouve en outre les appendices suivants. *A droite*, à une assez grande distance de l'ostium abdominal de la trompe et vers le plan médian, à la hauteur à peu près de l'extrémité supérieure des canalicules de l'époophore, une vésicule close (200 × 350 μ) est appliquée tout contre la face antérieure du ligament. L'épithélium cylindrique élevé de cette vésicule forme vers la profondeur des plis assez saillants, et la paroi cellulaire, épaisse d'environ 60 à 70 μ, touche à l'épithélium superficiel du ligament plus élevé à cet endroit (fig. 37 et 38, pl. XVII). A une extrémité de cette formation on constate nettement les signes d'un pédoncule en voie de formation (fig. 38). La cavité renferme une quantité de sécrétion coagulée ; les cellules épithéliales du côté de la cavité adbominale sont visiblement plus basses et moins serrées que sur le côté opposé. Les plis de la paroi cellulaire y manquent aussi.

A gauche, on est d'abord frappé par l'existence, sur la face antérieure du ligament, d'une bande d'épithélium cylindrique partiellement en dégénérescence, qui part comme une traînée circonscrite de l'épithélium de la fimbria et chemine sur une longue étendue dans le sens médian (fig. 33, *C*). Sous cet épithélium, le tissu est plus riche en vaisseaux sanguins et pourvu d'un tissu conjonctif plus épais (fig. 34, *C*.) que partout ailleurs sous la surface ligamentaire, à l'exception du tissu de la fimbria. Au voisinage de cette bande se trouve une formation analogue à celles précédemment décrites, enclavée dans le tissu du ligament et touchant à la surface. Mais ici l'épithélium cylindrique élevé et le tissu sous-jacent forment de nombreux plis qui remplissent entièrement la cavité de cette formation. Ici encore la paroi cellulaire épaisse est en contact immédiat avec la surface du ligament, qui montre également là des cellules un peu hautes (fig. 34, *V*.). Il ne semble pas s'être encore produit de sécrétion dans la cavité.

En troisième lieu, il y a, un peu plus loin dans le sens

médian et inférieur, un appendice pédonculé. Comme le montrent les fig. 33, 35 et 36, pl. XVII, la paroi de la cavité, irrégulière, offre la même structure que celle de la formation qui vient d'être décrite. Son épithélium cylindrique passe par transition dans la face terminale de l'appendice, où il montre pourtant par endroits des signes de dégénérescence.

Deux nouveau-nés.

Parmi plusieurs annexes de nouveau-nés que j'ai étudiées, je décrirai brièvement deux cas, à cause de l'agencement un peu particulier des éléments épithéliaux des appendices.

Dans *un cas*, un pédoncule renfermant d'assez gros vaisseaux part du voisinage du pavillon de la trompe sur la face antérieure du ligament. Bientôt on voit apparaître contre un des côtés de ce pédoncule, une hydatide vésiculaire à demi pédonculée (diam. 90 × 160 μ). Un peu plus loin, une autre vésicule analogue (100 × 125 μ de diamètre). Toutes deux sont pleines de sécrétion coagulée ; l'épithélium est cylindrique et nettement plus élevé du côté où les vaisseaux du pédoncule touchent à la paroi cellulaire que de l'autre côté. Il forme avec le tissu conjonctif lâche sous-jacent des plis bas pénétrant un peu dans la lumière. L'épithélium est entouré d'une paroi propre musculo-conjonctive, épaisse de 50 à 70 μ.

A l'extrémité du pédoncule épais, se trouve une cavité mesurant 125 × 150 μ, et entièrement remplie de plis de la muqueuse serrés les uns contre les autres et, en coupe transversale, entièrement semblables aux plis tubaires. Entre ces plis on ne voit que peu de sécrétion coagulée. La lumière communique avec la cavité péritonéale par une ouverture latérale mesurant 15 × 20 μ de diamètre. L'épithélium cylindrique élevé de la cavité se continue brusquement au bord même de l'ouverture, dans l'épithélium plat du cœlome. La paroi est à cela près semblable à celle des formations précédentes.

Dans le *second cas* on trouve, à peu près dans la même position, un appendice à long pédoncule, qui ne renferme qu'une cavité ayant le caractère d'une « trompe accessoire », communiquant avec la cavité du cœlome. Un peu plus loin, dans le sens médian, et peut-être inférieur, part un deuxième pédoncule allongé, qui montre à son extrémité périphérique un renflement ovale allongé, presque uni à la surface. Ce renflement, comme il résulte de la série de figures 39-44 (pl. XVII), montre 4 cavités de structure un peu dissemblables. Les cavités *a*, *b* et *c* sont entourées d'une paroi musculo-fibreuse commune, et forment ensemble un tout bien délimité. Mais elles sont pourtant entièrement séparées les unes des autres par des septums épithélio-musculo-fibreux (toutes les coupes sont reproduites). L'épithélium diffère un peu d'une cavité à l'autre. La cavité *c* semble la plus gonflée de sécrétion, et on n'y voit que des indications de plis muqueux. Dans *a*, il y a déjà un grand nombre de ces plis, assez élevés, mais très minces et peu ramifiés. La lumière est à peu près ronde, et la paroi semble être assez tendue. La cavité *b*, au contraire, est presque entièrement remplie de plis analogues à ceux de la muqueuse tubaire, assez épais et très ramifiés. Il n'y a que peu de sécrétion, surtout à l'extrémité de la cavité, où se trouve située l'ouverture donnant sur la cavité péritonéale (fig. 44). La cavité *b* est, en effet, de toutes les quatre, la seule en connexion avec la cavité péritonéale, comme les appendices précédemment décrits chez les nouveau-nés. La quatrième cavité, *d*, est enfermée dans une protubérance, à l'extrémité de l'appendice. Dans la cavité gonflée de sécrétion on voit quelques plis muqueux minces. A l'extrémité de l'appendice, là où l'épithélium de la cavité *d* est le plus rapproché de la surface, l'épithélium du péritoine est, sur une étendue circonscrite, un peu plus élevé, du type cubique (fig. 43, *E*). Les dimensions relatives de ces cavités ressortent de l'examen des figures.

Enfants de six mois, de 1, 4 et 4 ans.

Je traiterai brièvement et ensemble les quatre observations faites sur des enfants.

Chez un enfant de six mois on trouve, des deux côtés, un appendice pédonculé clos, dont l'épithélium n'envoie que des plis peu élevés dans la lumière, un peu dilatée par la sécrétion. La paroi propre de l'hydatide, de structure musculo-fibreuse, est bien développée et en connexion intime avec le revêtement de l'appendice. Dans le cas d'un an et dans un des cas de quatre ans, on trouve d'un côté un appendice pédonculé ouvert, d'une structure à peu près analogue à celle des formations ci-dessus. Dans le quatrième cas, il n'y a pas d'appendice.

Dans le cas d'un an, il y a encore, un peu vers le plan médian et inférieur par rapport à l'ostium abdominal de la trompe, une cavité touchant à la surface du ligament, aplatie, mesurant 250 × 900 × 950 μ, avec un épithélium cylindrique élevé et une paroi musculo-fibreuse analogue à celle des appendices qui viennent d'être décrits. On trouve aussi une formation semblable dans un des cas de quatre ans. Dans le cas précédent (1 an) on voit en outre partir du milieu du sillon de la fimbria un canal cheminant dans le sens médian. Il mesure 920 μ de longueur et 450 × 500 μ de diamètre à son origine ; la lumière en est absolument semblable à celle d'une trompe en miniature.

Dans le cas d'un an, on voit des deux côtés, partant du sillon de la fimbria à lumière ronde, un canal qui s'enfonce près de l'ovaire dans le tissu du ligament ; il va en se rétrécissant et chemine dans le sens médian jusqu'au rete ovarii, avec les cordons duquel il se réunit. Sur un des côtés, il y a en outre deux autres canalicules semblables, qui partent du sillon de la fimbria près de l'insertion du précédent canal. Mais, après un parcours de quelques centaines de μ, ils se terminent en cul de sac dans le tissu du ligament, non loin du rete ovarii. Dans un des cas de quatre ans, je trouve d'un côté un canal partant aussi du sillon de la fimbria ; il prend bientôt le caractère d'un tube de l'époophoron, et, après un parcours d'environ 2650 μ, pendant lequel il a reçu quelques courts canalicules accessoires, il se termine en cul de sac entre les autres canalicules de l'époophoron. —

Outre ces appendices et ces formations cystiques ou canaliformes, j'ai aperçu trois fois chez des nouveau-nés et dans trois des annexes d'enfants, des canalicules époophoriques nettement dilatés. Chez un des enfants de 4 ans, par exemple, il y en avait trois à côté l'un de l'autre, et ils avaient jusqu'à 1000 × 1200 × 1300 μ de diamètre. Toujours ils étaient situés dans le voisinage du rete ovarii, au bas de la partie latérale du mésosalpinx, et entourés partout de tissu conjonctif très lâche, donc nettement séparés du revêtement du ligament. Quatre fois j'ai pu constater avec certitude l'ostium d'un canalicule de l'époophore dans la cavité cystique, et, là où cette constatation n'a pu se faire, la paroi musculo-fibreuse du petit cyste était en connexion avec celle d'un canalicule époophorique cheminant dans le voisinage. Les épithéliums de ces cystes étaient du type cylindrique élevé, et montraient quelquefois des saillies vers l'intérieur en forme de plis bas et irréguliers.

Chez des *adultes*, j'ai examiné des annexes d'une dizaine de cas où on trouvait des appendices. J'ai surtout tenu compte de séries des parties basales des pédoncules, et des parties correspondantes du ligament. Mais je n'ai pas aperçu nettement de tubes époophoriques pénétrant dans le pédoncule, ni vu d'ostia canaliformes dans les vésicules des hydatides. Par contre, j'ai observé, dans le tissu lâche du ligament, de petits cystes en connexion nette avec des tubes de l'époophore, et dont la paroi musculo-fibreuse était nettement séparée du revêtement du ligament. Quelquefois ces vésicules, surtout dans la partie inféro latérale du mésosalpinx, faisaient légèrement saillie à la surface du ligament. Mais je n'ai jamais constaté de formations analogues pourvues d'un pédoncule.

Je ne veux pas entrer ici dans la description des autres faits observés. Quant à la fréquence des appendices chez les adultes, je renvoie aux données de la littérature qui sont

d'ailleurs très variables. Personnellement je ne pourrais pas donner de chiffres ayant une valeur suffisante.

III. Résultats des recherches.

1° *Les communications épithéliales entre le mésonéphros ou l'époophoron et le rete ovarii d'une part, et de l'autre, la cavité péritonéale.*

Les faits relatés ci-dessus enrichissent considérablement le nombre des rares cas décrits dans la littérature, où on a montré une connexion épithéliale entre le mésonéphros ou l'époophore et la cavité péritonéale. ROTH (39) (1882), qui observa le premier quelques cas analogues chez des enfants et des adultes des deux sexes, et les étudia en détail surtout par examen macroscopique, émit l'hypothèse qu'il s'agissait de la persistance de néphrostomes des canalicules segmentaires. Cette hypothèse fut pourtant rejetée par VON MIHALKOVICS (30) (1885) qui, malgré des recherches embryologiques étendues, ne put jamais voir de canaux néphrostomaux chez des amniotes, alors qu'il l'aurait fallu dans l'hypothèse de ROTH. Pour expliquer les constatations faites, il revint à l'hypothèse émise d'abord par ROKITANSKY (36) (1859) pour les appendices analogues aux trompes secondaires, à savoir l'hypothèse d'une déhiscence secondaire, dans la cavité péritonéale, de la lumière d'un canalicule du mésonéphros ou de l'époophoron. Il pensait surtout à la partie proximale ou à l'extrémité latérale du canal de Wolff.

Chez le chat, SAINMONT et VON WINIWARTER (41) (1909), trouvèrent une communication ouverte commune entre la cavité péritonéale, un canalicule du mésonéphros et un du rete. Cette communication fut regardée par eux comme un canalicule néphrostomal du rein primitif. VON WINIWARTER (57) (1910) explique ensuite de la même façon les canaux assurant la communication libre des canalicules du mésonéphros avec la cavité péritonéale, qu'il trouvait dans au

moins 4 cas chez des embryons humains de 1 à 4 cm. Sans avoir apporté d'observations propres, Rob. Meyer (29) (1907) désigna ces ostia comme « des néphrostomes du rein primordial ou même du pronéphros ».

J'ai enfin exposé, il y a deux ans, dans les *Anatomische Hefte* (53) (1912), mon opinion sur ces formations. Après des recherches assez étendues, basées sur des matériaux pris chez les mammifères, sur la genèse des vasa efferentia qui assurent la communication urogénitale, je suis arrivé à la conviction que ces dernières formations, qui appartiennent plus tard au rete testis ou ovarii, sont nées par différenciation du mésenchyme primitif, et faisaient partie intégrante des « canalicules complémentaires » (Ergänzungskanälchen de Felix). Ces vasa efferentia, tant d'après mes propres recherches que d'après celles de von Möller (32) (1899) et Allen (1) (1905), seraient en connexion primaire avec l'épithélium de la partie céphalique du ruban génital. J'ai donc conçu les communications canaliformes comme étant les homologues des canalicules du rete, c'est à dire des « canalicules complémentaires », et leurs débouchés dans la cavité péritonéale comme les néphrostomes des « canalicules complémentaires ».

C'est cette conception, et elle seule, qui peut expliquer d'une manière suffisante tous les cordons de connexion décrits jusqu'ici tant par d'autres auteurs que par moi.

Ceci se manifeste avec le plus de netteté pour les cordons ou canaux de connexion qui ne s'étendent qu'entre les cordons ou canaux du rete et la cavité péritonéale. Ces communications n'ont été observées que par Allen, à des stades précoces, chez des embryons de porc (jusqu'à 4 cm.), et par moi chez des embryons de porcs plus âgés (*Anat. Hefte*, l. c. P. 653, fig. 19-25) et chez plusieurs embryons ou fœtus humains (cas VI, VIII, IX, XV et enfant d'un an). Ces cordons réunissent toujours l'extrémité céphalique ou latérale du rete avec la cavité péritonéale, à des endroits qui, chez de jeunes embryons, forment la partie céphalique du ruban génital, et aboutissent ensuite à une partie de la fimbria ova-

rica. Il n'est pas rare qu'il s'en rencontre plusieurs d'un même côté (cas VI et IX). Ils s'expliquent simplement comme des cordons crâniaux du rete, dont la communication primaire avec l'épithélium de la partie céphalique du ruban génital s'est exceptionnellement conservée, et qui éventuellement, comme c'est normalement le cas pour les cordons du rete, se sont creusés d'une lumière à certains stades de l'évolution.

Quant aux communications ouvertes, souvent observées par les auteurs précédents, entre les canalicules du mésonéphros ou de l'époophoron et la cavité péritonéale, il y a lieu, selon la conception ci-dessus, de les regarder comme des cordons du rete analogues aux précédents. C'est ce que prouve, à mon avis, d'une manière très frappante le cas IX. On y trouve d'un côté deux cordons qui, partant du sillon de la fimbria, se transforment en cordons du rete (fig. 25, pl. XVI, *CH.-RT*,). De l'autre côté, il y a un cordon de structure analogue, qui part de la région correspondante du sillon de la fimbria ; il ne se transforme pas en véritable cordon du rete, mais se termine en cul de sac au contact de l'extrémité, également aveugle, d'un canalicule de l'époophoron (fig. 24, pl, XVI, *C. T.-E.*). La seule différence est qu'il ne s'est pas produit ici de connexion entre ces cordons et les autres cordons du rete, ou que, une fois produite, elle a disparu, et que seule la connexion primaire avec la cavité péritonéale a persisté. La communication avec le mésonéphros s'explique, pour ces canalicules, de la même manière que celle des autres cordons du rete.

En troisième lieu, on peut expliquer par une combinaison naturelle des deux possibilités ci-dessus signalées, les cas où on a une communication à la fois des cordons du rete et de ceux du mésonéphros avec la cavité péritonéale. Ici la communication primaire du cordon du rete avec la partie céphalique du ruban génital ou avec la fimbria a subsisté, et une connexion secondaire de ce cordon avec les autres cordons du rete dans le blastème commun du rete, ainsi qu'avec un canalicule du mésonéphros ou de l'époophoron, s'est constituée et conservée. En fait d'observations de cas sem-

blables, on n'a qu'un cas chez le chat observé par SAINMONT et VON WINIWARTER (41) (1908) et les cas VIII et XV (fig. 20, pl. XVI et 33, pl. XVII) de mes recherches exposés ci-dessus. Bien que, dans le cas VIII, les cordons du rete n'aient pas encore de lumière distincte, et qu'il n'y ait pas de communication ouverte avec le rete comme dans le cas XV, je fais rentrer ces deux cas dans la même catégorie, parce que le parcours des deux canaux anormaux est tout à fait analogue, et que le premier chemine, en certains endroits au milieu des cordons du rete de telle façon qu'il donne incontestablement l'impression d'une connexion avec eux. Comme il y a encore une connexion indubitable avec les canalicules du mésonéphros, (c'est à dire de l'époophoron), j'ai désigné ces canalicules sous le nom de *canalicules tubo-rete-époophoriques.*

Dans ma publication précédente, j'ai regardé le canal en question du cas XV comme un « canal rénal marginal » (« *Nierenrandkanal* » au sens de FELIX (9) (1904-06). Jusqu'à quel point le canal tubo-rete-époophorique du cas VIII peut-il, lui aussi, passer pour un « canal rénal marginal » ou pour une ébauche rudimentaire d'un canal de ce genre, c'est un point que je ne trancherai pas, et qui est d'ailleurs sans importance pour l'explication de ces formations. En tout cas, je tiens pour certain que ces deux canaux doivent être regardés comme des anomalies d'évolution dues, au moins en partie, à des processus normaux, mais disparus depuis longtemps au cours de la phylogenèse. Ce qui parle en faveur de cette manière de voir, c'est d'abord la grande rareté de cette anomalie, qui apparaît inégalement développée des deux côtés dans les cas précités. C'est en second lieu le fait que, comme ROTH (39) (1882, p. 64) l'a particulièrement relevé pour ses canalicules tubo- parovariens, on rencontre souvent plusieurs autres anomalies au voisinage de l'ostium de ces canalicules. Dans le cas VIII c'est d'un côté le remplacement de la fimbria ovarica par un canal fermé sur la plus grande partie de son parcours, et de l'autre l'existence de deux canalicules rudimentaires, ayant un trajet à peu

près identique, qui cheminent sous une fimbria ovarica normale. Dans le cas XV on a d'un côté, au voisinage de l'abouchement du canal dans le tissu du ligament et à la surface de ce dernier, plusieurs formations épithéliales, et des formations appendiculaires dont la signification, comme on l'expliquera plus loin en détail, ne peut être éclairée qu'en recourant à des stades très précoces de l'évolution des Vertébrés.

Outre ces trois espèces de cordons de communication, il faut encore mentionner les cordons ou canalicules épithéliaux, qui pénètrent plus ou moins loin dans le tissu sous-jacent du sillon de Muller ou du sillon de la fimbria et que j'ai observés dans plusieurs cas (II, VI, VII, X et l'enfant d'un an). Je les regarde aussi comme des cordons du rete céphalique en état incomplet de régression, comme des parties intégrantes des « canalicules complémentaires » qui n'ont développé ou conservé que la connexion primaire avec la cavité péritonéale.

Avant moi, on n'a pas insisté sur le fait que toutes les variétés de cordons et de canalicules dont il est question ici, s'abouchent dans la cavité péritonéale en une région bien déterminée. Dans tous les cas étudiés par moi, les embouchures sont situées au milieu du sillon de Muller ou du sillon de la fimbria, ou tout au moins dans la région de l'épithélium élevé de ces formations. Dans tous les cas décrits en détail que j'ai trouvés dans la littérature, on remarque une localisation semblable [1]. Comment il faut comprendre ce fait, qui n'a pas été relevé jusqu'ici, et dont personne n'a non plus tenté l'explication, c'est ce que j'exposerai plus tard, en une autre occasion.

Je puis en tout cas dès maintenant, en m'appuyant sur les recherches que j'ai faites jusqu'à présent, considérer comme certain *que chez l'homme, surtout pendant la période fœtale précoce, mais aussi plus tard, jusque chez le nouveau-né*

---

(1) Félix (9) (1904 p. 301) mentionne seul une autre localisation indiquée par Rokitansky (1859, p. 59) et Roth (1882). Mais je n'ai pas trouvé cette indication confirmée dans les travaux originaux, et je ne puis considérer la remarque en question que comme un malentendu.

et l'enfant, la connexion épithéliale entre l'épithélium du sillon de Muller, ou du sillon de la fimbria d'une part, et de l'autre les cordons ou tubes du rete et les canalicules du mésonéphros ou de l'époophoron, n'est pas un fait d'une très grande rareté. Et je dois, à l'encontre des auteurs précédents, désigner *ces cordons de connexion comme des parties du canalicule complémentaire, nées par différenciation du mésenchyme primitif; comme des formations homologues aux cordons du rete, qui ont constitué et conservé exceptionnellement, à l'extrémité céphalique du bourrelet urogénital, leur communication primaire avec la cavité péritonéale.*

2° *Sur le développement de la fimbria ovarica.*

Le développement du tissu de la fimbria, où tous ces canalicules de connexion s'abouchent ainsi, mérite encore d'être traité ici, bien que la signification évolutive en ait été déjà expliquée par moi (*Anat. Hefte*, l. c., P. 688). Dans les cas cités plus haut et qui se suivent, j'ai pu, aussi à l'aide de ces embouchures, suivre quelles sont les parties embryonnaires qui, en se transformant, donnent naissance à la fimbria.

Chez l'embryon de 2,3 cm., l'épithélium cylindrique élevé du sillon de Muller s'étend de l'ostium abdominal de la trompe assez loin dans le sens céphalique le long du ligament phrénique. Chez les embryons de 3, 4,5 et 5 cm., cet épithélium a déjà une extension relative beaucoup moindre dans le sens céphalique ; le ligament phrénique s'insère un peu au-dessous du pôle céphalique du bourrelet urogénital, et l'extrémité céphalique du sillon de Muller s'est retirée en arrière et en dedans (fig. 13, pl. XV). Ici l'épithélium cylindrique élevé du sillon se continue graduellement, d'une part dans le sens antéromédian, dans le revêtement cubique ou cylindrique de la glande génitale (*Eg.*) et de l'autre, dans le sens postéromédian, dans l'épithélium de la face postérieure du bourrelet rénal primordial, également élevé à ces stades précoces.

Il est à remarquer cependant que la délimitation de l'épithélium cylindrique élevé du sillon de Muller ou de l'emplace-

ment de la fimbria n'est pas non plus assez nette sur les autres faces, pour qu'on puisse reconnaître sur toutes les coupes, où est situé le bord du sillon. Au contraire, l'épithélium élevé passe, par l'intermédiaire de cellules à peu près cubiques, aux cellules plates de la surface du ligament chez des fœtus atteignant jusqu'à 10 cm. environ. Au stade de 11 cm. encore, la délimitation est, par endroits, un peu incertaine ; on trouve des formes cellulaires irrégulièrement arrondies au bord de la fimbria (fig. 25, pl. XVI). C'est seulement chez des fœtus de 16 et 18 cm. que l'épithélium de la fimbria est très nettement délimité vis-à-vis de ce qui l'entoure. L'épithélium de la surface environnante du péritoine est, dès ces stades, tout à fait plat.

De la zone de cellules cubiques qui vient d'être décrite entre la fimbria et l'épithélium péritonéal partent, parfois, chez les fœtus de moins de 10 cm., des enfoncements ordinairement peu profonds, sacciformes, qui du voisinage de l'ovaire pénètrent dans le mésenchyme sous-jacent. Ces enfoncements, formés de cellules pâles, me semblent se présenter sans régularité et être simplement en connexion avec la transformation de la limite épithéliale. Et je n'ai pas rencontré de ces formations dans les stades postérieurs.

3° *Sur l'épithélium de la face postérieure du bourrelet rénal primordial.*

J'ai fait plus haut la remarque que l'épithélium cylindrique élevé du sillon de Muller, dans la région postérieure et un peu plus vers la ligne médiane, se continuait graduellement aussi dans l'épithélium élevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial. D'après la description détaillée des embryons de 2,3 et 3 cm., il est très frappant de trouver ici un épithélium plus élevé que sur la face antérieure de ce bourrelet, et cela depuis son extrémité céphalique jusque vers la limite entre l'époophoron et le paroophoron futurs. Cet épithélium élevé se présente en deux zones partiellement séparées l'une de l'autre. Pour plus de clarté, je les traiterai séparément.

La *première zone* est située, dans les cas I et II précités, plus vers la ligne médiane, tout contre l'insertion du ligament phrénique, et a l'aspect d'un ruban plissé qui commence à l'extrémité céphalique du sillon de Muller et chemine sur 400 à 500 μ en ligne droite, en direction distale. Dans sa partie moyenne, ce ruban a environ 80 μ de hauteur et 70 μ de largeur, et forme plusieurs saillies isolées, à peu près foliiformes, en partie fendues en deux, de sorte que, sur les coupes transversales, on a une image absolument semblable à la pelote d'un glomérule. Dans sa partie céphalique et sa partie caudale, ce ruban est un pli du mésenchyme à section simplement hémisphérique ou conoïde, avec un épithélium relevé. Les figures 1-5 et 7, *gl.*, pl. XV montrent des coupes transversales des plis en question.

J'ai décrit aussi dans les cas V, IX et XIII, des formations plissées qui ont, mutatis mutandis, un parcours analogue. Cependant, dans le cas IX, on aperçoit déjà une fragmentation en diverses parties, et, dans le cas XIII, la formation de plis n'a lieu que d'un côté. Dans les trois derniers cas, on constate aussi une dégénérescence hyaline très nette du tissu de mésenchyme de ces plis, de sorte que, en coupe transversale, on obtient tout à fait l'image d'une pelote glomérulaire, en voie de dégénérescence hyaline, d'un rein atrophié ayant subi une induration primaire. L'épithélium, qui montre encore par endroits des formes rondes et cubiques, est, lui aussi, en voie de régression (fig. 25, 26 et 27, pl. XVI).

J'ai considéré ces plissements comme des glomérules externes pour les raisons suivantes :

Dans les cas ci-dessus décrits, ces formations se sont toujours présentées dans la même région ; le parcours des plis a été idéntique dans tous les cas, mutatis mutandis, et, quand ces formations se présentaient des deux côtés, elles offraient un agencement typique et symétrique. En tenant compte de l'extension et des dimensions de ces formations plissées, on est obligé d'affirmer que ce sont des formations sui generis ; car il est tout à fait inadmissible que des for-

mations de parcours, de forme et de localisation si typiques, aient pu naître pour ainsi dire artificiellement, par exemple par la régression de la partie céphalique du rein primordial, ou lors de l'édification des matériaux formateurs. Et si on les regarde comme des formations sui generis (1), l'hypothèse que ce sont des glomérules externes se présente de suite, tant leur morphologie est frappante, ainsi que cela ressort de mes descriptions et des figures. Enfin, il est à remarquer qu'elles sont situées dans le voisinage de formations qui, comme nous le verrons plus loin, sont en rapport phylogénétique avec le pronéphros.

Je ne veux pourtant pas dire par là que ces glomérules externes, que j'ai ainsi trouvés à un stade relativement tardif, fassent normalement ou souvent partie du pronéphros chez l'homme. Ce n'est pas du tout le cas. On sait, en effet, avec certitude que le pronéphros et ses glomérules externes éventuels disparaissent de très bonne heure chez les Mammifères. Mais je veux ici indiquer déjà que, comme je le montrerai plus loin, ces *formations qui se rencontrent à peu près à l'époque ou prend naissance le canal de Muller et les formations épithéliales connexes, et qui plus tard entrent en dégénérescence, ne peuvent être expliquées que si on en fait les homologues des glomérules externes du pronéphros.* —

Outre l'épithélium de forme cylindrique ou cubique qui revêt ces glomérules externes, on voit chez les embryons de 2,3 et 3 cm., partant de l'épithélium du sillon de Muller et allant vers la face postérieure du bourrelet rénal primordial, une surface assez mal délimitée en avant et latéralement, qui est couverte d'un épithélium en partie cylindrique, en partie cubique, assez serré, et nettement différent de celui de la face antérieure du même bourrelet (fig. 3-7, *E.* pl. XV). Cette *seconde zone* s'étend dans le sens médian jusqu'au voisinage du glomérule externe mentionné plus haut et, dans

(1) Les auteurs ne semblent pas avoir pris jusqu'ici ce point en considération ; car, bien que je ne trouve décrites nulle part de semblables formations, je suis obligé d'admettre qu'elles ont auparavant été déjà vues, mais non *remarquées*.

le sens distal, jusqu'à la région du futur paroophoron. Elle frappe non seulement par la structure de l'épithélium, mais par les nombreuses petites inégalités, sillons et bourrelets, qui se montrent à sa surface (fig. 5 *E*.). Au stade de 4,5 cm., la majeure partie de cette zone est déjà revêtue de cellules cubiques ou plates. Cependant on y rencontre, sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial, la même inégalité que dans les stades antérieurs, et on constate avec certitude la présence d'une bande continue d'un épithélium nettement plus élevé. Cette bande part de l'ostium abdominale de la trompe et chemine sur une étendue d'environ 350 μ, à peu près au milieu de la face postérieure du bourrelet, dans le sens caudal et un peu médian (fig. 8-12, *E*. pl. XV).

Dans les stades ultérieurs, on ne voit ordinairement plus de bande continue d'épithélium élevé sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial, ou sur la face antérieure du mésosalpinx. Mais en tout cas, on découvre, comme dans la plupart des cas étudiés par moi et souvent même assez tard (fœtus de 11,0, 18,0 et 38,0 cm ; cas XI et XV ; fig. 20 et 21, *C*, pl. XVI ; I-X, *E*. du texte et 33-34, *C*, pl. XVII), des fragments importants d'une semblable bande épithéliale. Ces fragments, de même que les îlots d'épithélium cylindrique, se rencontrent régulièrement dans une zone de la face antérieure du mésosalpinx qui, autant qu'on puisse le déterminer, correspond exactement, mutatis mutandis, au parcours de la bande épithéliale chez l'embryon de 4,5 cm. et à la région d'épithélium élevé des stades de 2,3 et 3 cm. *Je regarde donc ces fragments d'épithélium élevé sur la face antérieure du mésosalpinx comme des restes de la bande épithéliale qui, aux stades les plus précoces étudiés par moi, est en connexion dans sa partie céphalique avec l'épithélium du sillon de Muller.*

4° *Le développement des appendices du ligament large.*

Cette zone d'épithélium cylindrique aux stades précoces, et les restes qui en subsistent à la période fœtale ultérieure,

n'ont pas été remarqués par les auteurs qui m'ont précédé. Ils me semblent offrir pourtant un grand intérêt. C'est en effet dans cette région, et plus tard tout au voisinage des bandes d'épithélium élevé et des îlots d'épithélium cylindrique que se rencontrent les vésicules cellulaires que, au cours de mon travail, j'ai constatées dans presque chaque cas (elles ne manquaient que dans un fœtus de 25 et un de 28,5 cm. Ces vésicules, d'autre part, comme il doit résulter immédiatement de l'étude des divers cas et des figures, se transforment en appendices de la face antérieure du mésosalpinx. J'expliquerai ici brièvement leur évolution d'après mes recherches.

Je ne puis citer ici en exemples tous les cas typiques de vésicules, car ils sont trop nombreux. Je ne puis en suivre que quelques groupes dans leur développement, et surtout renvoyer aux figures.

A) LES APPENDICES « OUVERTS ».

Un type net de ces vésicules semble être celui décrit dans le cas I et reproduit fig. 3, pl. XV. L'épithélium cylindrique passe sans discontinuité le long d'un fin ostium (qui n'est pas sur la coupe reproduite), dans l'épithélium cylindrique de la surface, qui de son côté est sûrement en connexion avec celui de l'ostium abdominal de la trompe. Un grand nombre des vésicules analogues, dans les stades jeunes, montrent de même une communication ouverte avec la face postérieure du bourrelet rénal primordial, ou avec la face antérieure du mésosalpinx. Je mentionne, parce qu'ils sont illustrés par des figures (fig. 14, 15, 18 ; et VII et IX du texte) les cas VI, VII et XI. Dans les matériaux que j'ai étudiés, on peut suivre très couramment et sûrement le développement d'appendices à pédoncule plus ou moins long, ouverts, « semblables à des trompes accessoires », comme en montrent les figures 33, 35, 36 et 39-44, pl. XVII, à partir du type de la vésicule cellulaire du début, au stade de 2,3 cm. (fig. 3).

Au début (cas I), l'épithélium cylindrique des vésicules

est, comme je l'ai dit, en connexion avec celui de la surface. Mais quand ce dernier, aux stades suivants, s'abaisse de plus en plus, la limite entre l'épithélium cylindrique élevé de la vésicule et celui de la surface du ligament se rapproche ordinairement de plus en plus de l'ostium vésiculaire, et, chez les nouveau-nés, il n'est pas rare qu'on la trouve précisément au bord même de l'ouverture (fig. 44, pl. XVII). Cependant, comme je l'ai indiqué plus haut, l'épithélium de la face antérieure du ligament peut conserver encore assez tard, par îlots, la forme cylindrique, surtout quand il est resté en connexion avec l'épithélium de la vésicule. C'est ainsi que j'interprête les rapports des épithéliums, par exemple dans l'appendice pédiculé du cas XV, fig. 33-36, pl. XVII.

Un trait caractéristique de toute la série de ces appendices ouverts est leur étroite connexion avec la surface du bourrelet rénal primordial, ou du mésosalpinx. Quand un amas distinct d'éléments cellulaires du mésenchyme commence à se développer au voisinage des vésicules cellulaires (environ au stade de 11 cm.), cette paroi est en connexion intime avec le mésenchyme qui s'accumule sous la surface. Il en est de même dans les appendices en forme de trompes accessoires, quand ils ont atteint tout leur développement (fig. 35 et 36, pl. XVII).

L'évolution de l'épithélium de ces appendices est, elle aussi, très typique et facile à suivre. Aux stades les plus jeunes, les vésicules à cellules cylindriques sont des formations ovoïdes qui, par leur extrémité la moins arrondie, touchent la surface épithéliale (fig. VII et IX du texte). Au stade de 22,5 cm., la cavité est encore de forme ronde plus ou moins simple, mais dans les cas XIV et XV, on observe déjà un commencement de plissement de l'épithélium et du mésenchyme sous-jacent (fig. 33-36). Chez le nouveau-né ces plis se sont déjà si abondamment développés, que la lumière de ces appendices est entièrement remplie de formations analogues aux plis tubaires (fig. 39-44, b, pl. XVII).

Les appendices ouverts que j'ai étudiés chez les adultes, correspondent en tous points aux formes définitives d'ap-

pendices de ce genre décrites dans la casuistique chez les fœtus. Et il apparaît clairement que ces appendices, dont j'ai suivi le développement depuis l'embryon de 2 cm., sont les mêmes que ROKITANSKY regardait comme nés d'une déhiscence de canalicules parovariens, ROTH comme des parties de l'entonnoir néphrostomial des canalicules du rein primordial, KOSSMANN comme des canaux de Muller supplémentaires du type à entonnoir, et PETERS et SCHICKELE comme des enfoncements surnuméraires pathologiques de l'épithélium du cœlome.

Avant de formuler mon opinion sur la signification de ces appendices, je veux suivre les appendices clos dans leur développement à partir des stades les plus jeunes.

B) LES APPENDICES « CLOS ».

Outre les vésicules cellulaires ouvertes et bien conservées qui s'observent dans mes stades les plus jeunes, on trouve déjà dans les cas II, III et IV, par exemple, des vésicules à cellules cylindriques qui sont ou partiellement ou entièrement séparées de la surface. La vésicule cellulaire de la figure 10 (pl. XV), par exemple, touche par son épithélium l'épithélium superficiel ou est en communication avec lui, tandis que la vésicule de la figure 12 est sûrement séparée de la surface. Il y a donc, dans les stades les plus jeunes, toutes les transitions entre les vésicules cellulaires ouvertes et les vésicules closes. On peut noter comme types intermédiaires les cas, qui ne sont pas rares (voir la description des cas), où la vésicule cellulaire, comme on l'a signalé ci-dessus, communique par un pont de cellules épithéliales pâles, partiellement en voie de dégénérescence, avec l'épithélium superficiel, qui peut être élevé (fig. 7, *Gp*, pl. XV et fig. 19, *V*. pl. XVI).

Que ces vésicules cellulaires closes, dans la majorité des cas, soient aussi issues des vésicules ouvertes par dégénérescence de l'embouchure de ces denières, c'est ce que, me basant sur ces formes intermédiaires, je regarde comme certain.

Ce dernier point est important parce que, aussi sûrement

que les appendices ouverts, analogues aux trompes accessoires, proviennent des vésicules cellulaires ouvertes, les appendices clos ou hydatides peuvent être dérivés des vésicules closes de mes stades les plus jeunes. Cela ressort clairement de l'étude des cas que j'ai décrits, et je ne toucherai plus qu'à quelques points de l'évolution des hydatides.

Souvent les vésicules cellulaires, à des stades primitifs, sont déjà séparées de la surface, et, après le stade de 11 cm., on ne trouve plus que rarement des ponts de cellules épithéliales y aboutissant. En tout cas, ces vésicules closes sont plus tard encore en contact intime avec la surface, par leur paroi de mésenchyme. Celle-ci, en effet, autant que j'ai pu le constater, est régulièrement reliée à la couche musculo-fibreuse qui se développe à une époque fœtale ultérieure et supporte l'épithélium du revêtement ligamentaire (fig. 34, pl. XVII). Une autre constatation fréquente et digne de remarque, qui montre, même dans les stades plus avancés, les relations génétiques étroites qui existent entre les vésicules et l'épithélium superficiel, est l'apparition d'un épithélium nettement relevé, souvent du type à peu près rond ou cubique, dans la région de la surface ligamentaire qui correspond aux vésicules (fig. 34, 37, 38 et 43, d). Je le rapproche des îlots fragmentaires d'épithélium cylindrique signalés ci-dessus.

La forme de la cavité et la nature de l'épithélium de ces appendices clos, ressemblent à celles des appendices ouverts jusqu'à des stades assez avancés de la vie intra-utérine. C'est seulement vers le 7e mois que leur aspect commence à se modifier, en même temps que les épithéliums commencent à fournir une sécrétion bien visible. Dans le cas XV (7 mois) j'ai trouvé de chaque côté une vésicule close de la forme typique. Celle de gauche (fig. 33 et 34, *V.*) montre des plis nombreux qui remplissent presque entièrement la cavité. Dans la lumière en forme de fente on ne trouve pas de sécrétion. Mais de l'autre côté, (fig. 37 et 38) les plis de la muqueuse, dont on observe en tout cas les restes, sont très bas, la lumière est élargie par une sécrétion, et la vésicule

entière forme une légère protubérance vers la cavité abdominale. L'épithélium de cette vésicule, surtout du côté de la cavité péritonéale, est plus bas que dans la vésicule de gauche : au lieu de cellules cylindriques élevées, serrées les unes contre les autres, on y constate un épithélium à peu près cubique ou cylindrique bas. Les effets d'une stagnation de la sécrétion se font donc nettement sentir.

Cette rétention de la sécrétion, et son influence sur la forme de la cavité des appendices se marquent à mon avis très bien dans la série des figures 39-44 (pl. XVII), reproduisant un appendice à long pédoncule, bien arrondi, observé chez un nouveau-né. La cavité *b* communique avec la cavité péritonéale par un ostium visible sur la fig. 44. Il n'y a donc pas eu ici de rétention de sécrétion, et la cavité est remplie de plis à ramifications multiples. La cavité *a* montre encore des plis nets, mais très étroits et sans ramifications ; la cavité close est fortement dilatée. Le fait est encore bien plus net pour les cavités *c* et *d*, qui ne montrent que des indications incertaines de plissements. La hauteur des épithéliums est aussi en rapport direct avec la dilatation de la cavité.

Ce cas prouve, à mon avis, d'une manière éclatante que la présence ou l'absence de plis à l'intérieur des appendices fermés ne dépend que de la rétention de la sécrétion, et ne peut, par suite, être regardée comme un critérium décisif pour fixer la genèse de ces formations, ainsi que l'ont pourtant prétendu de nombreux auteurs (ROSSA, SCHICKELE, etc.).

c) LA FORMATION DU PÉDONCULE DES APPENDICES.

En ce qui concerne le pédoncule des appendices, tant ouverts que clos, il ressort de la description des cas et des figures, qu'il se forme à des stades très jeunes. Dans les cas de 3,0 ; 4,5 ; 5,0 ; 8,0 ; 9,0 cm. etc. nous trouvons déjà des appendices ouverts ou clos pourvus d'un pédoncule de longueur variable (fig. 7, 10, 12 14, pl. XV; 15, 18 etc. pl. XVI et XVII) à côté d'appendices qui sont *encore* enclavés dans le

tissu du ligament. Je suis, en effet, obligé d'admettre que, *bien que la formation des pédoncules se fasse sûrement, en règle générale, dès le 2e et le 3e mois, un pédoncule ébauché à une époque antérieure, mais resté à l'état d'ébauche, peut se développer encore à une époque fœtale ultérieure.* En faveur de cette hypothèse on peut invoquer des images telles que celles des fig. 37 et 38 pl. XVII, empruntées à un fœtus de 7 mois. Chez les nouveau-nés, les enfants et les adultes jusqu'à la ménopause, je n'ai rien trouvé qui indiquât la formation d'un pédoncule à des appendices non pédonculés. Ce fait doit d'ailleurs être considéré comme invraisemblable car le *tissu musculo-fibreux des feuillets antérieur et postérieur du ligament, qui est d'ordinaire très bien développé, doit offrir une résistance suffisante à la poussée d'une formation aussi petite qu'une hydatide.* Et les nombreux auteurs qui ont admis que les vésicules à hydatide, d'abord enfermées dans le tissu du ligament, se constituent un pédoncule dans la vie extra-utérine, n'ont pu expliquer pourquoi ces vésicules sortent du tissu ligamentaire et se constituent un pédoncule, tandis que, par exemple, les cystes parovariens ne le font pas au cours de leur développement

La formation du pédoncule des appendices est expliquée, je crois, assez clairement par mes observations. Ainsi qu'il a été montré ci-dessus, les vésicules cellulaires, tant ouvertes que closes, sont dès l'origine en contact étroit avec la surface du ligament, d'abord par leur épithélium et plus tard au moins par leur paroi de mésenchyme. En même temps que l'épithélium cylindrique élevé, cette paroi de mésenchyme ou plus tard de tissu musculo-fibreux qui est en connexion avec la surface du ligament, se développe d'une manière analogue aux tissus correspondants de la fimbria et de la trompe. Ces tissus prolifèrent normalement, pendant les dernières périodes fœtales, beaucoup plus activement que les autres parties des annexes, et il en est de même dans les formations appendiculaires. Le résultat de cette prolifération normale plus abondante est que les appendices isolés s'élèvent

notablement au-dessus de la surface environnante du ligament. On constate régulièrement aussi que le mésenchyme des vésicules cellulaires, comme celui de l'épithélium de la fimbria et de la trompe, est plus abondamment pourvu de vaisseaux sanguins que le reste de la surface du ligament (par exemple fig. 34-36).

Quant à savoir jusqu'à quel point les pédoncules des appendices peuvent s'agrandir encore par la suite, par exemple à l'époque postfœtale, par un tiraillement ou seulement par croissance normale, c'est une autre question. Quoique, d'après mon expérience, il y ait lieu d'admettre en gros la seconde hypothèse, il ne me semble pas impossible qu'un certain tiraillement puisse se produire, par exemple, en connexion avec des grossesses multiples. J'ai, en effet, observé plusieurs fois que les vésicules des hydatides sont particulièrement remplies de sécrétion durant la grossesse, et on peut alors concevoir la possibilité que, au cours des déplacements d'organes abdominaux qui accompagnent la grossesse, ces vésicules terminales un peu grossies exercent un tiraillement sur le pédoncule, et, par cette irritation, y provoquent une certaine croissance en longueur. Mais, à mon avis, l'allongement du pédoncule ainsi produite ne peut être que très petite, et je dois par suite regarder comme inexacte dans ses grandes lignes la « théorie du tiraillement », adoptée par tous les auteurs antérieurs.

Il faut plutôt admettre que *la formation du pédoncule se produit au début de l'époque fœtale, grâce aux conditions de nutrition et de développement qui caractérisent normalement les formations appendiculaires durant l'évolution fœtale.* Ces conditions de nutrition et de développement ressemblent surtout, comme il a été indiqué plus haut et comme il sera établi plus loin, à ce que l'on sait déjà des tissus de la fimbria et de la trompe. Seul le fait qu'elles sont isolées, sans être entourées de structure analogue et situées différemment, détermine la formation de pédoncules irréguliers et souvent de développement différent.

Souvent, surtout dans les appendices ouverts, les pédon-

cules chez des adultes n'ont que 1 à 2 cm. de longueur ; mais j'ai observé quelques cas d'appendices clos où les pédoncules mesuraient jusqu'à 5 cm. en longueur. Souvent les vésicules correspondantes étaient relativement très grandes, environ 1,5 à 2 cm. de diamètre, mais dans d'autres cas elles étaient très petites. Dans deux cas j'ai observé chez des adultes (gravides) de longs pédoncules de ce genre noués tout près de leur insertion au ligament. Dans un cas, c'était un deuxième appendice vésiculaire pédonculé qui avait formé un véritable nœud autour du pédoncule du premier; dans l'autre cas, c'étaient des franges abondamment développées de la fimbria qui avaient entouré le pédoncule. Dans les deux cas, le pédoncule montrait une nodosité avec de profonds sillons, et la vésicule terminale était fortement gonflée de sécrétion. Ces petites complications inoffensives doivent sans doute être mises sur le compte des déplacements d'organes qui se produisent durant la grossesse, et peut-être aussi en partie du fait que, pendant la grossesse, les vésicules des hydatides sont gonflées jusqu'à éclater par suite de l'abondance de la sécrétion.

Il est difficile de dire pourquoi on trouve parmi les appendices vésiculaires plus d'exemplaires à long pédoncule que parmi les appendices ouverts. On pourrait peut-être penser que la rétention de sécrétion, par exemple, par les variations de la pression interne dans la cavité vésiculaire, provoque un afflux sanguin plus abondant, et par suite une croissance plus rapide de l'appendice en général.

D) LES APPENDICES VÉSICULAIRES SANS PÉDONCULE DU TISSU LIGAMENTAIRE.

Les vésicules cellulaires des stades les plus jeunes donnent naissance, dans l'évolution fœtale, à des appendices généralement pédonculés. Cependant, j'ai encore trouvé au 7e mois des appendices sans pédoncule (fig. 34) ; comme il a été dit ci-dessus, ils étaient encore toujours en connexion par leur paroi musculo-fibreuse avec la surface du ligament,

dont l'épithélium à cet endroit était un peu relevé. Il me semble très possible que des appendices de ce genre subsistent sans pédoncule dans le tissu ligamentaire, et *qu'ils soient alors appelés plus tard « hydatides non pédonculées » de la femme, si on peut établir qu'ils ont une origine commune avec les appendices « pédonculés » suivant le mode exposé ci-dessus.* Mais cette preuve peut être difficile à fournir, car on peut penser que les traits caractéristiques de leur relation avec la surface du ligament, disparaissent s'ils viennent à s'isoler de cette surface, et il ne serait pas toujours possible de les séparer des fragments de canalicules époophoriques qui, à la fin de l'époque fœtale et dans la vie extra-utérine, apparaissent gonflés à la facon de petites vésicules.

Il résulte, en effet, de la partie descriptive de ce travail que, dans les stades postérieurs de la vie fœtale, mais surtout chez les nouveau-nés, les enfants et les adultes, on rencontre des vésicules cellulaires rondes de grosseurs un peu différentes, partiellement en connexion avec des parties de canalicules époophoriques, et remplies de sécrétion. Elles sont situées le plus souvent sur la face latérale et inférieure du mésosalpinx, et repoussent un peu en avant le feuillet antérieur du ligament. Elles apparaissent à côté des canalicules du rete et des extrémités inférieures des canalicules époophoriques situés le plus sur le côté, enclavées librement dans le tissu un peu lâche du ligament, et, trait à remarquer ; ne sont jamais en connexion musculo-fibreuse avec la surface du ligament.

Je n'ai jamais remarqué que des vésicules de ce genre, avant l'époque de la ménopause, sortent du tissu ligamentaire et se constituent un pédoncule. Dans un cas, chez une femme de 62 ans, où on rencontrait des deux côtés sur la face antérieure du ligament plusieurs appendices ordinaires, pédonculés, le feuillet antérieur du ligament, dans la région de l'époophoron, était étiré au dehors avec les pédoncules des appendices, et dans la saillie en feuillet ainsi constituée, on trouvait plusieurs portions de canalicules époophoriques en partie gonflés à la manière de vésicules. Cette formation s'explique naturelle-

ment par l'atrophie avancée du feuillet ligamentaire antérieur musculo-fibreux.

D'après ce qui précède, il est naturel que les « hydatides sans pédoncule», aussi bien que les fragments de canalicules époophoriques gonflés en petites vésicules et plus ou moins complètement séparés des canalicules correspondants, puissent avec la même vraisemblance être regardés comme le lieu d'origine des cystes parovariens intraligamentaires. Comme signe caractéristique et décisif, on pourrait considérer dans quelques cas la connexion intime de la paroi musculo-fibreuse du cyste avec celle du feuillet ligamentaire antérieur , cette connexion apparaissant régulièrement dans les vésicules des hydatides aux stades précoces, et se conservant peut-être aux époques ultérieures.

Je ne saurais dire quelle est la fréquence relative de ces hydatides intraligamentaires dans les périodes ultimes, et il doit être très difficile d'arriver à une conclusion ferme, par suite de la difficulté du diagnostic différentiel entre ces formations et les vésicules époophoriques.

E) LA GENÈSE DES APPENDICES DE LA FACE ANTÉRIEURE DU MÉSOSALPINX.

J'ai dérivé plus haut les appendices ouverts et clos des vésicules à cellules cylindriques de forme arrondie, nettement délimitées, qui apparaissent dès le 2e mois. Il ressort cependant de ma description que, dans les stades les plus jeunes, on observe aussi des enfoncements irréguliers, à peu près en forme de tubes ou de fossés peu profonds, apparaissant dans la région de l'épithélium élevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial. Leur forme n'est pas nettement arrondie, leur épithélium passe graduellement dans celui de la surface, sans qu'on puisse dire exactement où est l'abouchement du tube ou de l'enfoncement. Je prétends que ces enfoncements épithéliaux peuvent aussi se transformer en formations appendiculaires, car ce n'est qu'ainsi qu'on peut expliquer la disposition de l'épithélium qu'on rencontre

par exemple dans les cas VII et XII, et qui est illustrée par les figures 18, pl. XVI, et 29-32, pl. XVII. Ce n'est qu'à la suite d'un processus un peu irrégulier d'enfoncement, dans une zone circonscrite d'épithélium cylindrique élevé, qu'ont pu se former les deux communications ouvertes de la cavité vésiculaire avec la surface ligamentaire. Pendant leur développement, il a dû se produire ici, comme dans l'évolution des appendices clos en forme d'hydatides, des processus dégénératifs de l'épithélium. Cette espèce d'appendices donnera naturellement naissance, chez l'adulte, à des faisceaux terminaux des pédoncules appendiculaires, pourvus de saillies, d'enfoncements irréguliers et de ramifications en forme de fimbria.

J'ai encore trouvé quelquefois, par exemple dans le cas VI, sur la face antérieure du ligament, des protubérances arrondies, en partie pédonculées, qui ne renfermaient pas d'enfoncements épithéliaux, mais étaient couvertes d'un épithélium élevé. Quoique je n'aie pas fait d'observations analogues sur des fœtus plus âgés, je voudrais pourtant exprimer l'hypothèse que des formations de ce genre peuvent donner également naissance aux appendices pourvus simplement de faisceaux terminaux frangés qu'on rencontre plus tard.

Je suis ainsi arrivé à ce résultat que toutes *les formations appendiculaires de la face antérieure du mésosalpinx, chez l'adulte, se constituent en connexion avec l'épithélium élevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial de l'embryon de 2 à 3 mois. Elles naissent aussi bien des vésicules cellulaires circonscrites et arrondies, ouvertes ou closes, que des enfoncements irréguliers de l'épithélium, et des saillies du mésenchyme recouvertes d'épithélium élevé.*

La solution de cette question génétique dépend donc entièrement, d'après mes constatations, de la signification qu'on attribue à l'épithélium élevé et aux vésicules cellulaires circonscrites, ainsi qu'aux saillies et enfoncements de cette surface aux stades les plus jeunes. Mais, avant d'aborder ce problème, je dois examiner encore quelques autres questions.

Il ressort de ma description que les appendices de la face postérieure du bourrelet rénal primordial, ou bien de la face antérieure du mésosalpinx, se présentent dans toute la région de l'épithélium surélevé de la première et plus tard dans la région correspondante du mésosalpinx, donc dans une zone correspondant à peu près à l'époophore. La distribution est dans les divers cas très différente ; cependant les appendices se trouvent le plus souvent assez près de l'ostium abdominal de la trompe, un peu au-dessous et vers la ligne médiane. C'est exactement la localisation trouvée dans le cas I, fig. 3, pl. XV, et c'est cet appendice qui, étant le plus typique chez la femme, a dû amener les auteurs à le désigner sous le nom d'« hydatide de Morgagni ». Qu'il ait au point de vue de la genèse la même valeur que les autres, c'est ce qui doit ressortir, je crois, avec une netteté suffisante de mes explications.

Pendant la période fœtale, les appendices de la face antérieure du mésosalpinx montrent avec netteté, souvent encore à une époque assez tardive, l'extension de la région des stades les plus jeunes qui leur a donné naissance, telle qu'elle ressort des cas I, II, et III. Je citerai surtout comme exemple les cas XI, XII, XIV et XV, renvoyant aux figures du texte VI-X du cas XI.

En ce qui concerne le nombre des appendices qui peuvent apparaître en même temps sur une face du ligament, je ne trouve d'indications que chez Roth (39) (1882). Il mentionne et reproduit jusqu'à 5 appendices, chiffre maximum. Je n'en ai trouvé autant que dans le cas XI ; mais il y en avait assez souvent 4 ou 3 à la fois. Je n'ai pas pu trouver de relations régulières entre l'apparition des appendices ouverts et celle des appendices clos, ni au point de vue du nombre, ni au point de vue de la place qu'ils occupent. Je crois que leur distribution dépend des hasards de la dégénérescence partielle de l'épithélium pendant le 2e et le 3e mois.

f) LA GENÈSE DES APPENDICES DE LA FACE POSTÉRIEURE DU MÉSOSALPINX.

Les auteurs qui m'ont précédé ont aussi trouvé des appendices situés sur la face postérieure du mésosalpinx. Toutefois, autant que je suis informé, ce n'étaient pas des appendices vésiculaires, mais le plus souvent des appendices frangiformes, que les auteurs ont tout naturellement regardés comme des fragments détachés de la fimbria (Roth, Schickele, etc.).

Cette manière de voir est également confirmée par mes observations. Les formations épithéliales à saillies et enfoncements irréguliers, séparées de l'épithélium de la fimbria sur la face postérieure du mésosalpinx, telles qu'on les observe dans les cas X et XI, figure 28, pl. XVI et fig. IV-VI du texte, sont visiblement des formations qui, à un stade antérieur, se sont séparées du reste du tissu de la fimbria. Pour en expliquer la naissance, je rappellerai ce qui a été dit ci-dessus de la délimitation du tissu de la fimbria par rapport à ce qui l'entoure, chez les fœtus d'environ 3 mois, et je reporte par suite à cette époque le processus par lequel les appendices de la face postérieure du mésosalpinx se séparent du tissu de la fimbria.

Mais j'ai trouvé chez une femme de 40 ans, sur la face postérieure du mésosalpinx, un peu au-dessous de l'ostium abdominal de la trompe et en dedans de lui, un appendice vésiculaire de structure typique, une hydatide ordinaire pourvue d'un long pédoncule et formant, avec un appendice frangiforme, une saillie sur la surface ligamentaire. Ce fait s'explique, à mon avis, d'une manière satisfaisante par une autre observation faite dans le cas X. Il y avait là, à gauche, tout à fait dans le sens latéral, sur la face postérieure du ligament, un appendice allongé (fig. 28, pl. XVI), séparé par un sillon du tissu de la fimbria, et dont la pointe était revêtue de cellules cylindriques. La partie périphérique renfermait une vésicule délimitée par des cellules cylindriques, dont l'épithélium communiquait par des cellules épithéliales en voie

de dégénérescence avec les cellules cylindriques superficielles (ce pont de communication n'est pas reproduit). C'était une vésicule cellulaire en voie de formation à l'intérieur d'une protubérance assez longue, donc une formation qu'on peut appeler un appendice vésiculaire à pédoncule. La séparation est en voie de s'accomplir entre l'épithélium cylindrique de la pointe de l'appendice et celui du sillon de la fimbria, par l'intermédiaire d'un épithélium qui s'abaisse ; elle est indiquée très nettement par la figure 28, pl. XVI.

Il résulte donc de mes observations que *les appendices de la face postérieure du mésosalpinx, tant ceux en forme de franges que ceux en forme d'entonnoir ou ceux à vésicules, sont des parties détachées du tissu de la fimbria. La séparation se produit au* 3e *mois environ.*

Ces appendices de la face postérieure, à la fois ceux signalés dans la littérature et ceux cités dans mes observations, sont toujours situés au voisinage immédiat du bord de la fimbria. Par contre, on trouve parfois, sur la face antérieure du mésosalpinx, des appendices situés assez loin vers la ligne médiane, à peu près sur le bord médian de l'époophore. Ils sont alors très éloignés de la trompe, et situés souvent tout près du point d'attache du mésosalpinx au ligament large. Ces différences de position s'expliquent tout naturellement si on se représente le développement, sur les deux faces du ligament, de la région qui, aux stades les plus jeunes, donne naissance à ces appendices.

g) DISCUSSION DE QUELQUES QUESTIONS DE GENÈSE.

Sans faire appel à des spéculations théoriques, j'ai donc pu expliquer tous les appendices des annexes de la femme en suivant les stades du développement des divers appendices, dont j'avais une série complète, et sans avoir eu à réserver aux canalicules du mésonéphros ou de l'époophore la moindre part dans ce développement. En déclarant que *les formations appendiculaires typiques n'ont rien de commun, quant à leur genèse, avec le corps de Wolff*, je suis donc en contradiction avec la plupart des auteurs qui m'ont précédé.

Je ne puis entrer dans une critique détaillée des constatations et des conclusions présentées par eux ; mais je dois cependant examiner ici brièvement le travail de SCHICKELE (42) (1902). Cet auteur prétend (l. c. pl. 198) avoir suivi dans un cas un canal depuis l'époophore jusque dans une vésicule pourvue « d'un pédoncule épais, long de 2 cm. ½ ». Ce cas est le seul dans toute la littérature qui fournirait une preuve à l'appui de l'origine mésonéphrique des appendices. Mais il faut se demander : est-ce que ce « pédoncule court et épais » était formé par un pli peu marqué du ligament, comme j'en ai trouvé chez une femme de 62 ans à la base des pédoncules des appendices ? et la femme, dans le cas de SCHICKELE, avait-elle déjà dépassé l'âge de la ménopause, où les feuillets musculo-fibreux du ligament sont atrophiés ? Ou bien le pédoncule était-il constitué par un pli du ligament en forme de « genou », comme on en trouve souvent chez les enfants, rarement chez les adultes ? Je ne trouve pas dans le travail de réponse à ces questions qui sont importantes. Si l'on doit répondre affirmativement à une seule d'entre elles, il est clair que SCHICKELE a eu sous les yeux une vésicule époophorique ordinaire, qui avait été repoussée en avant avec le feuillet lâche du ligament, mais non pas une hydatide au sens propre du mot, car elles ont une tout autre genèse.

Pour la seconde catégorie d'appendices vésiculaires de SCHICKELE, ceux qui seraient issus « de l'extrémité céphalique du canal de Wolff », je dois aussi la déclarer très douteuse. SCHICKELE a, sans preuves à l'appui, expliqué comme restes du canal de Wolff les formations fibro-épithéliales de quelques appendices de forme grossière situés au bord latéral de l'époophore, parce que l'épithélium de leur paroi différait de celui des canalicules voisins de l'époophore. D'après sa description et ses figures, je crois pouvoir reconnaître avec certitude dans ces formations, des vésicules cellulaires ou « hydatides » intra- et extraligamentaires affaissées, peut-être en voie de dégénérescence et à parois plissées.

A mon avis, ces observations isolées de SCHICKELE, susceptibles d'interprétations différentes, ne peuvent être d'aucun

poids en comparaison de mes matériaux, qui forment une série continue. Par contre, il faut remarquer que la troisième catégorie d'appendices de Schikele, les appendices à pédoncule pourvus d'entonnoirs à fimbria, a été dérivée par lui très justement des « enfoncements de l'épithélium cœlomique » aperçus pour la première fois par Peters (34) (1897), chez des embryons humains de 21,6 à 51,0 mm de longueur. Ces enfoncements correspondent aussi, comme il sera montré plus loin, à mes « vésicules cellulaires ouvertes » des stades les plus jeunes.

Parmi les observations de Schickele sur les nouveau-nés et les adultes, la première (cas X de cet auteur), offre un intérêt notable. On y trouve, en effet, à 2 cm. du bord libre du ligament et à 5 mm. de la trompe, un petit bouton, large de 1 mm à peine, situé sur la face postérieure du ligament. La cavité de cette formation, d'ailleurs à peu près constituée comme une de mes vésicules ouvertes chez les nouveau-nés, communiquait par une fine ouverture avec la cavité abdominale. Ce qui paraît ici d'abord inexplicable, d'après les développements qui précèdent, c'est la situation à la face *postérieure du mésosalpinx*, parce que les vésicules cellulaires de mes stades les plus jeunes n'étaient jamais situées que sur la face *postérieure du bourrelet rénal primordial.*

Je crois cependant pouvoir donner, en partant de la série de mes cas, une explication naturelle. Bien que je n'aie pas suivi dans chaque cas le parcours et le degré de développement du ruban bien connu d'épithélium surélevé, qui chemine régulièrement sur la partie céphalique du pli tubaire, j'ai mentionné pourtant dans le cas VII, du côté droit, quelques saillies et enfoncements irréguliers dans la région de cet épithélium. Ils étaient constitués par des cellules cylindriques élevées se colorant bien ; et je regarde comme possible que des îlots cellulaires analogues puissent chez de jeunes embryons, bien que le fait soit rare, donner naissance à une vésicule cellulaire ouverte, peut-être même close, par le même processus que pour les autres appendices. Comme ce ruban épithélial chemine normalement un peu vers la face

antérieure du bourrelet rénal primordial, devant la trompe, cette explication justifie parfaitement la localisation de la vésicule ouverte de SCHICKELE à la face postérieure du mésosalpinx.

H) SUR LES OSTIA TUBAIRES SUPPLÉMENTAIRES ET LES DIVERTICULES TUBAIRES.

Je voudrais parler ici brièvement des *vésicules à diverticules tubaires* de SCHICKELE. J'ai trouvé de ces vésicules, de structure typique, dans deux cas, chez des adultes, et je suis d'accord avec SCHIKELE, d'un façon générale, sur l'interprétation qu'il en donne. SCHICKELE rapporte les diverticules tubaires eux-mêmes « avec une grande vraisemblance à des irrégularités dans la formation du canal de Muller ». Il pense en première ligne (sans avoir fait d'observations personnelles sur la période fœtale), spécialement à la formation d'une communication anormale entre la lumière de la trompe et la cavité abdominale, donc d'une « trompe secondaire » ; le creusement et la fermeture du sillon de Muller en canal fermé ne se produit pas, dans ce cas, d'une manière uniforme (l. c. p. 114). C'est ainsi qu'il explique les ostia tubaires surnuméraires, et, « comme modification de ces ostia, les diverticules tubaires ».

Je voudrais cependant séparer nettement l'une de l'autre ces deux formations, en me fondant sur les observations suivantes, relatées dans ma description.

Chez les embryons plus jeunes (cas I, II, III et VI), l'embouchure abdominale du canal de Muller n'est pas unique, mais on trouve, à environ 50 à 100 μ plus bas que le plus grand ostium céphalique, un deuxième ostium, ou du moins un cordon épithélial solide qui réunit l'épithélium du canal de Muller à l'épithélium, ordinairement surélevé à cet endroit, de la surface du bourrelet rénal primordial. Ce second ostium est régulièrement aussi, situé dans le sens latéral et souvent un peu en arrière. Dans quelques cas, il y a encore un peu plus bas un troisième cordon de réunion analogue, ordinairement

plein. Ces ostia multiples manquent ordinairement aux stades plus avancés, et l'entourage de l'ostium abdominal de la trompe, du 3e au 6e mois environ, montre beaucoup moins de saillies et d'enfoncements de l'épithélium et du mésenchyme sous-jacent que dans les stades antérieurs et ultérieurs. Dès lors, on est autorisé à admettre qu'il se produit aux 2e et 3e mois, des transformations importantes des tissus dans la zone du sillon de Muller, et que, au cours de ces modifications, les ostia surnuméraires qui, *d'après la disposition anatomique*, se rencontrent dans la plupart des cas, disparaissent plus tard pour la plupart. Mais je dois regarder comme tout naturel qu'une partie de ces ostia puisse persister, et former les ostia tubaires supplémentaires qui apparaissent dans les périodes ultérieures et sont situés dans le voisinage de l'ostium abdominal de la trompe. Quant aux ostia supplémentaires trouvés dans des cas assez rares plus loin de l'ostium abdominal, et dans le sens médian, ils me semblent être devenus explicables par les observations de O. VEIT (49) (1909) sur le développement du canal de Muller. Cet auteur a trouvé, en effet, chez des embryons humains de 12 à 14 mm., l'épithélium du canal de Muller, alors en voie de développement, en contact multiple avec l'épithélium superficiel du pli tubaire. Si ces observations sont exactes, on peut concevoir un processus tel, qu'un contact de ce genre persiste, et, par déhiscence postérieure, forme un ostium supplémentaire.

En revanche, l'explication au point de vue évolutif de ces ostia supplémentaires au voisinage du pavillon de la trompe, est un problème autre et très difficile. On peut en effet opposer à l'explication de SCHICKELE par des irrégularités de formation et de fermeture du sillon de Muller, une autre hypothèse. M. J. VAN ERP TAALMAN KIP (8) (1893), AMANN JR (2) (1892) et HOLZBACH (15) (1909) ont, en effet, admis une disposition multiple (triple) de l'entonnoir de Muller. Comme je ne dispose pas d'observations directes faites sur l'homme, je dois laisser cette question de côté, et me contenterai de faire remarquer que, en raison des grandes irrégularités que

présente cette région des enfoncements, la question ne semble pouvoir être résolue qu'à l'aide de matériaux abondants, et si possible en se servant de nombreuses reconstructions plastiques. J'effleurerai en tout cas plus loin cette question au point de vue théorique.

Quant aux diverticules tubaires, ils me semblent cependant représenter une autre catégorie de formations. Dans cette catégorie, il faut ranger les canaux observés dans le cas XI des deux côtés et dans le cas XII à gauche, ainsi que d'un côté chez l'enfant d'un an, qui partent de la région de l'ostium abdominal et pénètrent dans le mésenchyme plus ou moins loin dans le sens médian. Tous étaient latéralement en communication ouverte avec la cavité péritonéale dans la région du sillon de la fimbria ; leur parcours sous la face antérieure du mésosalpinx, avec laquelle leur épithélium à son extrémité médiane est en contact intime, correspondait exactement au parcours du ruban d'épithélium cylindrique des embryons d'environ 2 mois. La série des figures I-X (dans le texte) du cas XI, me semble bien illustrer la naissance d'un diverticule canaliculaire de la trompe. Plus près de la surface et plus près de la trompe que le diverticule déjà entièrement constitué, un ruban superficiel d'épithélium cylindrique part de la région de l'ostium abdominal et chemine dans le sens médiocaudal. Il est en partie incurvé en canal (150 μ) (fig. II) ; en partie, surtout vers le milieu, renflé plutôt en une protubérance irrégulière revêtue d'épithélium cylindrique (fig. IV). Un peu plus loin dans le sens médian, le ruban n'est constitué que par des îlots d'épithélium cylindrique (fig. V-VII) et par les 5 appendices décrits plus haut (fig. VI-X).

M'appuyant sur mes observations, je dois émettre l'hypothèse que, vers le 2e et le 3e mois (donc beaucoup plus tard que l'époque de la formation des ostia supplémentaires), à peu près à l'époque où le tissu de la fimbria, comme il a été dit pour les fœtus de 10 cm. environ, commence à se délimiter de ce qui l'entoure, il se produit certains troubles dans cette délimitation. Il arrive spécialement que la partie

latérale du ruban d'épithélium cylindrique de la face antérieure du mésosalpinx, celle qui est en contact avec l'ostium abdominal de la trompe, persiste et continue de proliférer comme le font les autres épithéliums de structure analogue, celui de la fimbria ovarica et celui des appendices. Il peut en résulter un enfoncement dans le mésenchyme sous-jacent, et il peut se former ainsi un canal fermé, comme le montre clairement le cas XI.

Cette propension caractéristique des épithéliums du même ordre que celui du canal de Muller à former des enfoncements dans les stades jeunes de la vie fœtale, apparaît aussi d'une façon curieuse dans le cas VIII. Les canaux épithéliaux existant sous la fimbria, ou dans une région qui correspond à cet organe, me semblent nettement issus d'un enfoncement de l'épithélium cylindrique de la fimbria dans le mésenchyme. Dans ce processus, tout l'épithélium superficiel de la fimbria a été employé d'un côté, de sorte que, de ce côté, le canal épithélial reste seul pour représenter la fimbria. De l'autre côté, l'enfoncement n'a été que partiel, et la fimbria avec son sillon suit un parcours normal.

5° *La signification, au point de vue évolutif, des formations de l'épithélium cylindrique à la face postérieure du bourrelet rénal primordial chez l'embryon d'environ* 2 *mois.*

Dans les pages qui précèdent, on a suivi le développement de tous les appendices de la face antérieure du mésosalpinx, en montrant comment ils sont issus de l'épithélium surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial et des cordons et vésicules, tant solides que creux, résultant d'invaginations de cet épithélium chez l'embryon d'environ 2 mois. Mais on n'a pas encore expliqué par là leur signification au point de vue évolutif.

Peters (34) (1897) a déjà trouvé auparavant « sur le bord extérieur du ruban rénal primordial », des vésicules cellulaires analogues, selon toute apparence, aux miennes, et il a exprimé l'hypothèse qu'il s'agissait dans ces cas « de

l'ébauche d'une formation vésiculaire sans doute pathologique (hydatide de Morgagni) à l'extrémité céphalique du canal de Muller ». Il paraît donc avoir regardé ces formations comme des « enfoncements de l'épithélium de cœlome » à caractère pathologique, et n'a par suite pas pensé à leur chercher une explication en partant du point de vue évolutif. La conception de SCHICKELE (42) (1902) est aussi un peu obscure : il fait dériver les ébauches en forme de bouton de ses appendices ouverts, d'« enfoncements postérieurs de l'épithélium du cœlome ».

Par contre, TOURNEUX et SOULIÉ ([1]) (48) (1903) semblent avoir suivi chez des embryons mâles de taupes des vésicules cellulaires, sans doute analogues, jusqu'à leur transformation en hydatides à pédoncule ; ils les ont sans plus ample informé désignées comme des restes du pronéphros. Il en est de même de VON WINIWARTER (37) (1910) dans ses recherches chez l'homme. Il résume en ces termes les conclusions auxquelles l'ont conduit ses observations à ce sujet : « Dans l'immense majorité des cas, on retrouve, pendant tout le développement des organes génitaux, une vésicule close, appendue à la face dorsale de l'époophoron. Elle représente, selon toute probabilité, un reste du pronéphros et correspond à l'hydatide pédiculée. » Il n'est pas fait mention d'appendices ouverts. L'intérêt principal, dans un essai d'explication de ces formations, se porte naturellement sur les vésicules arrondies et bien circonscrites de la face postérieure du bourrelet rénal primordial. Les observations de VON WINIWARTER, ainsi que les miennes, prouvent que ces vésicules se rencontrent à peu près régulièrement dans le développement intrautérin de l'homme, et que leur apparition doit par suite avoir une cause définie dans l'évolution de l'espèce.

Chez un embryon d'environ 1 cm., j'ai déjà trouvé, comme VON WINIWARTER, une vésicule close sans doute analogue à

([1]) Je n'ai malheureusement pas pu trouver le travail de ces deux auteurs, et j'ai dû me contenter de la brève citation qui figure dans VON WINIWARTER (57) (1910).

la sienne, plus haut que le rein primordial, au voisinage de la partie céphalique de l'épithélium surélevé du sillon de Muller. Mais je ne suis pas du tout sûr que les vésicules ou canalicules trouvés par de nombreux auteurs (je citerai ici JANOSIK (16) (1887), MAC CALLUM (26) (1902), GAGE (10) (1905), TANDLER (46) (1905), KEIBEL (17) (1905), ELZE (7) (1907) et O. VEIT (49) (1909) chez des embryons d'environ 4 à 20 mm., aient quelque chose à voir avec les formations qui nous occupent. Ces formations épithéliales situées assez loin, dans le sens céphalique, de l'extrémité supérieure du rein primordial et même en partie dans la région carotidienne, ont été désignées par ces auteurs, avec plus ou moins d'assurance, comme des « rudiments de pronéphros ». Cette explication se fondait aussi en partie sur le fait que souvent (JANOSIK, TANDLER, KEIBEL, ELZE, VEIT, VON WINIWARTER) ces auteurs avaient trouvé, outre ces canalicules, des protubérances du mésenchyme, plus ou moins grosses et renfermant des vaisseaux, qu'ils avaient regardées comme des glomérules externes.

FELIX (9, b) (1911) a déjà fait remarquer que les caractères indiqués par ces auteurs comme distinctifs des rudiments du pronéphros ne sont pas entièrement certains. Mais, abstraction faite de cette objection, j'insisterai ici sur le fait que les vésicules cellulaires que j'ai observées occupent, dès le cas I, toute la région du futur époophoron, et sont par suite situées beaucoup plus bas que les « rudiments du pronéphros » signalés ci-dessus. Je n'ai pas rencontré dans la littérature de description de vésicules cellulaires superficielles situées aussi loin, dans le sens caudal, sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial, que celles par exemple des cas II, III, IV, etc.

Il me semble donc, *a priori*, que ni l'époque d'apparition, ni la localisation de ces dernières vésicules ne justifient l'identification que VON WINIWARTER n'a pas craint de faire avec les rudiments éventuels de pronéphros, admis par les auteurs précités. Mais un autre raisonnement conduit, je crois, plus aisément au but.

Il a été remarqué plus haut, qu'on ne saurait rapporter à des troubles pathologiques et accidentels du développement les vésicules cellulaires dont il est question. Si on envisage leur origine, elle ne peut être que dans des tissus néphrogènes. Il faut qu'elles soient en relations génétiques avec des parties de canalicules soit du pronéphros, soit du mésonéphros.

Contre la seconde hypothèse, je puis invoquer le fait que, dans les nombreuses vésicules que j'ai observées, je n'ai jamais pu trouver de restes d'un glomérule interne, bien que, d'après des auteurs précédents, (par exemple FELIX (9, b) (1911), tous les canalicules du rein primordial forment un glomérule de ce genre. Il serait concevable que les glomérules internes ne se soient pas formés ou aient subi une régression très précoce ici précisément, à l'extrémité céphalique du rein primordial, alors qu'il est très facile d'en découvrir encore, à un stade aussi tardif que mon cas VII, à la même hauteur et même plus haut, dans les couches superficielles de la paroi postérieure de la cavité abdominale, tout au voisinage des vasa spermatica. Je renvoie à la description de ce cas et aux figures 16 et 17, pl. XVI. Près de ces corpuscules de Malpighi il y avait, de même que dans le cas V, des restes de canalicules principaux du rein primordial et de l'uretère primaire, en état de dégénérescence avancée. Il me semble donc acquis que les glomérules, dans la région de la partie céphalique du rein primordial, ne disparaissent entièrement qu'à une époque assez tardive, et qu'aux 2e et 3e mois environ ils sont très éloignés des canalicules du mésonéphros situés à la même hauteur.

Les vésicules cellulaires de la face postérieure du bourrelet énal primordial, en connexion étroite avec la paroi du cœlome, ne pourraient bien entendu être éventuellement homologuées qu'avec un canalicule néphrostomal du rein primordial. Mais il est acquis actuellement que les corpuscules de Malpighi en voie de disparition, qui sont ordinairement enclavés dans la paroi de la cavité abdominale à quelque distance du point d'attache du cordon rénal primordial et en dedans de lui, forment aussi des canalicules néphrostomaux secondaires,

assez souvent rudimentaires. Les figures 16 et 17 en montrent deux qui s'abouchent dans un sillon longitudinal, et des auteurs antérieurs (R. Meyer (28) (1904), Keibel (17) (1905) et O. Veit (49) 1909)) en ont aussi observé à plusieurs reprises. Si on compare les vésicules cellulaires aux canalicules du néphrostome, il faudrait admettre que les canalicules du mésonéphros, dans la région de l'époophore, forment une double série de canaux néphrostomaux. Mais ces canaux néphrostomaux sûrement secondaires du rein primordial, sont situés très loin et en dedans des vésicules de la face postérieure du bourrelet rénal, et ne sauraient leur être comparées au point de vue de la position. En outre, le développement rudimentaire des premiers, ainsi que la présence d'un glomérule interne, forment un vif contraste avec les éléments cellulaires très colorables des vésicules.

Mais si on rapproche ces vésicules, au point de vue de la forme et des rapports avec la paroi de la cavité abdominale, des canalicules du pronéphros, on peut arriver à une meilleure concordance. Les canalicules du pronéphros forment, chez l'homme, à la fois un canalicule principal et un canalicule néphrostomal, et sont en relation d'une part avec la cavité du cœlome, de l'autre avec le canal collecteur. Il y manque un glomérule interne, tandis qu'on y a trouvé plusieurs fois un glomérule externe. Sauf l'union avec le canal collecteur, les canalicules du pronéphros et mes vésicules cellulaires offrent les mêmes caractères.

J'ai en effet remarqué déjà et prouvé que les rubans de la face postérieure du bourrelet rénal primordial observés dans les cas I, II, V, IX, et XIII ne peuvent être rapprochés que de glomérules externes du pronéphros. Je me rends fort bien compte qu'on ne peut considérer des formations de ce genre, non encore observées jusqu'ici, comme équivalentes aux glomérules proprement dits du pronéphros, ni par leur âge ni par leur localisation. Les glomérules externes décrits chez l'homme par les auteurs cités étaient en relations étroites avec des rudiments probables du pronéphros ; mais c'étaient d'insignifiantes saillies locales et basses du mésenchyme. Les

saillies décrites par moi sont au contraire d'une étendue notable, et très constantes dans leur emplacement et leur structure ; mais elles sont aussi en relations avec certaines vésicules cellulaires qui, comme je l'ai indiqué, ne peuvent se comparer qu'à des portions de canalicules du pronéphros.

On rencontre donc des vésicules et des enfoncements cellulaires non seulement sur l'entonnoir de Muller, mais aussi, sans localisation très régulière, dans tout le domaine de l'épithélium surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial ; d'autre part, on trouve aussi, dans une région correspondante, une formation analogue à un glomérule externe. Ces deux faits indiquent, à mon avis, *qu'on n'est pas simplement en présence de restes du pronéphros, mais bien d'un blastème épithélial étendu*; *cependant ce blastème, selon toute apparence, a été dans des périodes antérieures de l'évolution phylogénétique en relations génétiques avec le pronéphros, et maintenant encore il apparaît chez l'homme, pendant une courte période de la vie intra-utérine, en connexion avec le développement du canal de Muller, comme une réminiscence de périodes phylogénétiques antérieures.*

Le fait que les auteurs qui m'ont précédé, ayant ordinairement étudié des stades plus jeunes que les miens, n'ont pas trouvé de vésicules aussi loin dans le sens caudal, et n'ont pas vu non plus de formation correspondant exactement à mon glomérule externe, me semble prouver que, chez l'embryon humain de moins de 2 cm., ces formations ne se sont pas encore constituées, mais qu'elles naissent seulement au moment de l'apparition de l'épithélium surélevé du sillon de Muller, puisqu'on les trouve toujours dans une région d'épithélium surélevé correspondant à ce sillon.

Pour faire comprendre cette constatation, la connexion de l'épithélium du sillon de Muller avec cet épithélium surelevé où se trouvent les vésicules cellulaires, me semble offrir un grand intérêt au point de vue phylogénétique. WILSON (55) (1896) a, en effet, trouvé chez des embryons de crocodiles, que l'entonnoir de Muller naissait au milieu d'un épithélium surélevé qui reliait les différents néphrostomes du proné-

phros. Si on regardait mes vésicules cellulaires qui s'ouvrent partiellement à la surface, comme des portions de canalicules du pronéphros, rapprochement désigné plus haut comme seul admissible, j'aurais trouvé chez l'homme une disposition correspondant tout à fait aux constatations de Wilson. Il est remarquable en outre que H. Rabl (34, a) (1904) a montré la transformation graduelle du deuxième néphrostome du pronéphros en entonnoir de Muller chez *Salamandra maculosa.* Etant donné l'analogie frappante des résultats acquis, je crois réellement pouvoir *comparer les constatations que j'ai faites chez l'homme à celles faites par* Wilson et Rabl *chez les reptiles et les amphibiens.*

6º *L'épithélium de Muller.*

Dans ces conditions, les vésicules cellulaires de mes cas les plus jeunes doivent être regardées comme homologues aux canalicules complémentaires, peut-être aussi en partie aux canalicules principaux du pronéphros, et leurs abouchements éventuels à la surface du bourrelet rénal primordial comme homologues aux néphrostomes de ces canalicules complémentaires, et non pas comme de purs et simples canalicules du pronéphros. Ces derniers, en effet, comme on l'a déjà indiqué, disparaissent ordinairement beaucoup plus tôt que ne naissent les formations dont il est ici question, et sont également situés chez l'homme plus près de l'extrémité céphalique que mes vésicules.

L'épithélium surélevé qui réunit les abouchements éventuels des vésicules les uns aux autres et à l'ostium du canal de Muller ne peut à mon avis, de même que dans les constatations de Wilson, être regardé que comme homologue de l'épithélium de ces abouchements ; il doit, en d'autres termes, correspondre à l'épithélium des néphrostomes des canalicules complémentaires du pronéphros. J'arrive ainsi pour l'homme à cette conclusion, que *l'entonnoir de Muller se forme en connexion avec un champ d'épithélium surélevé qui relie des formations homologues aux néphrostomes du pronéphros.*

Toutefois, j'ai en vue ici non seulement ces abouchements des vésicules dans la région de l'épithélium surélevé à la face postérieure du bourrelet rénal primordial, qui sont situées plus bas que l'ostium abdominal du canal de Muller, mais encore les abouchements de canalicules situés plus haut que cet ostium, dans le sillon de Muller ou le sillon de la fimbria, et qui ont déjà été traités en détail plus haut. Ces canalicules, qui assurent une liaison épithéliale entre le mésonéphros ou l'époophoron et d'une part le rete ovarii, de l'autre la cavité péritonéale, ont été considérés par moi plus haut (v. p. 446) comme les homologues des canalicules complémentaires, et leurs abouchements comme ayant pour homologues les néphrostomes du pronéphros.

Il est démontré par là, à mon avis, que le canal de Muller, chez les mammifères, sort du milieu d'un blastème élargi en forme de plateau qui dérive, au point de vue phylogénétique, de l'épithélium néphrostomal des canalicules complémentaires du pronéphros.

De la *partie céphalique* de ce blastème, qui chemine le long de la partie céphalique du cordon génital, *naît la majeure partie de la fimbria.*

Et de la *partie caudale* du blastème, qui s'étend chez l'homme sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial jusqu'à la région du futur paroophoron, *naissent d'après mes constatations, toutes les formations appendiculaires de la face antérieure du mésosalpinx.*

Celles de la face postérieure du mésosalpinx, que j'ai désignées auparavant comme des formations détachées durant la vie fœtale du tissu de l'ébauche de la fimbria, *naissent donc aussi de ce blastème.*

Pour les diverticules tubaires et les vésicules qui en dérivent, j'ai déjà indiqué comme origine la partie du ruban d'épithélium cylindrique sur la face postérieure du bourrelet rénal primordial, qui touche au sillon de Muller. *Je puis donc dériver du blastème défini ci-dessus toutes les formations appendiculaires du ligament large : les hydatides, les « trompes acces-*

soires » ou appendices en forme d'entonnoirs, les appendices frangés, les vésicules à hydatides non pédonculées du ligament ainsi que les vésicules des diverticules tubaires.

J'ai désigné sous le nom D'ÉPITHÉLIUM DE MULLER *les différents éléments constitutifs de ce blastème et l'épithélium des formations qu'il y a lieu d'en dériver : celui du canal de Muller, celui de la fimbria ovarica et celui de l'ensemble des appendices. Tous ces épithéliums sont donc homologues entre eux.*

Les résultats résumés ci-dessus soulèvent d'autre part des questions nouvelles ; j'en indiquerai deux brièvement.

J'ai déjà montré (p. 472) que les ostia supplémentaires du canal de Muller, au voisinage du pavillon de la trompe, peuvent être produits par des irrégularités dans le processus de fermeture de l'ébauche sulciforme, ou bien qu'il faut y voir le résultat d'une ébauche primitivement multiple de la zone des enfoncements dans la région du blastème. Comme il ressort de mes conclusions que le lieu d'origine du canal de Muller s'est constitué, dans la phylogénie, par la fusion de plusieurs néphrostomes du pronéphros, la seconde hypothèse gagne à mon avis beaucoup en vraisemblance. Pour résoudre le problème, il faut ou bien disposer de nombreux matériaux empruntés à des embryons humains à partir de l'époque où se produit le processus d'invagination, ou bien il faudra étudier les processus correspondants chez des formes animales inférieures.

Une seconde question concerne le sort de l'épithélium étalé en plateau qui, chez les embryons humains de 2 à 3 mois, apparaît sur la face postérieure du rein primordial. Sauf sur les glomérules, je n'ai, en effet, trouvé dans les cas de plus en plus âgés aucun processus de détachement de l'épithélium surélevé ; j'ai plutôt eu l'impression que cet épithélium se change graduellement en un épithélium bas. Il en résulterait qu'une partie de l'épithélium superficiel de la face antérieure du mésosalpinx, épithélium bas et d'allure endothéliale, ne serait pas de même signification que celui du reste de la surface péritonéale. Cette possibilité ne manque pas d'intérêt au point de vue pathologique, parce qu'on

sait quelle capacité extraordinaire de prolifération les séreuses du bassin montrent dans certains états pathologiques des annexes de la femme. Je rappellerai seulement ici les descriptions très nombreuses de kystes inflammatoires de diverse nature, qui passent pour être issus de l'endothélium péritonéal, de l'épithélium germinatif, etc., les proliférations adénomateuses, les îlots d'épithélium en plaques, etc. On ne peut, sans doute, attendre une explication de la pathogénèse de toutes ces formations que d'une étude approfondie des capacités de prolifération du revêtement ligamentaire dont il est question. Mais, pour les raisons indiquées ci-dessus, les feuillets antérieur et postérieur du mésosalpinx, n'ayant peut-être pas la même signification, doivent être traités à part. J'ai d'ailleurs déjà commencé des recherches en partant de ce point de vue.

IV. Conclusions.

Me basant sur les recherches exposées dans les pages qui précèdent, je me crois autorisé à émettre les conclusions suivantes :

1° Chez l'homme, surtout pendant le début de la période fœtale, mais aussi plus tard, jusque chez le nouveau-né et l'enfant, la connexion épithéliale entre l'épithélium du sillon de Muller ou du sillon de la fimbria d'une part, et de l'autre les cordons ou tubes du rete ovarii et des canalicules du mésonéphros ou de l'époophoron, n'est pas un fait d'une très grande rareté.

2° Je désigne ces cordons de connexion comme des parties du « canalicule complémentaire » (des Ergänzungskanälchens, Felix) nées par différenciation du mésenchyme primitif, comme des formations homologues aux cordons du rete, qui ont constitué et conservé exceptionnellement, à l'extrémité céphalique du bourrelet urogénital, leur communication primaire avec la cavité péritonéale.

3° Les abouchements de ces canalicules de réunion dans le sillon de la fimbria, doivent être regardés comme des né-

phrostomes de ces canalicules complémentaires, et expliqués par suite comme homologues aux néphrostomes du pronéphros.

4° La partie du sillon de Muller située plus haut que l'entonnoir de Muller chez l'embryon d'environ 2 cm., et où s'abouchent ces canaux de réunion, se développe plus tard en donnant naissance à la fimbria ovarica. Dans sa moitié supérieure, l'épithélium de cette partie est en communication d'une part, dans le sens antéromédian, avec l'extrémité céphalique de l'épithélium du ruban génital, et de l'autre, dans le sens postéromédian, avec l'extrémité céphalique d'une formation qui a été regardée comme un glomérule externe.

5° Dans sa partie inférieure, dans la région du pavillon, l'épithélium du sillon de Muller est encore en connexion en arrière avec l'épithélium surélevé, étalé en plateau ou bien, comme d'ordinaire plus tard, en forme de bande, qui tapisse la face postérieure du bourrelet rénal primordial. Cet épithélium cylindrique, à une certaine époque, s'étend dans le sens caudal jusqu'à la hauteur de l'extrémité supérieure du paroophoron, de même que le glomérule externe signalé plus haut qui chemine plus vers la ligne médiane.

6° Dans la région de cet épithélium surélevé apparaissent, au 1er et au 2e mois, des vésicules cellulaires ouvertes et closes, de même que des cordons d'invagination pleins et creux, dont on peut toujours montrer la connexion avec l'épithélium superficiel surélevé.

7° Toutes mes observations tendent à faire croire que ces vésicules cellulaires et les formations glomérulaires ne sont pas des restes directs du pronéphros, mais que, de même que l'épithélium surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial, elles sont des éléments d'un blastème épithélial étendu en un plateau. Ce blastème a pourtant été, selon toute apparence, en connexion génétique avec le pronéphros à des périodes antérieures de la phylogénèse, et il apparaît maintenant chez l'homme pendant une courte

période, coïncidant avec le développement du canal de Muller, comme réminiscence d'époques phylogénétiques passées.

8° Il faut donc regarder les vésicules cellulaires comme homologues aux canalicules complémentaires du pronéphros, et leurs abouchements à la surface comme homologues aux néphrostomes de ces canalicules complémentaires.

9° L'épithélium surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial qui réunit les vésicules cellulaires, doit avoir la même origine. Comme on a déjà interprété ces abouchements des canalicules de réunion du mésonéphros et du rete dans le sillon de la fimbria comme homologues aux néphrostomes de ces mêmes canalicules complémentaires, il est ainsi prouvé, en s'appuyant sur les observations de Wilson et de H. Rabl, que le canal de Muller, chez les mammifères, est issu d'un blastème que l'on doit dériver, au point de vue phylogénétique, de l'épithélium néphrostomal des canalicules complémentaires du pronéphros.

10° Ce même blastème donne naissance non seulement à la fimbria, mais encore à tous les appendices du ligament large. Les appendices typiques n'ont rien de commun avec le corps de Wolff.

11° Les appendices en forme de calice ou d'entonnoir de la face antérieure du mésosalpinx, peuvent être directement dérivés des vésicules cellulaires ouvertes de la face postérieure du bourrelet rénal primordial, chez l'embryon de deux mois.

12° De même les hydatides closes dérivent des vésicules closes correspondantes, lesquelles, de leur côté, sont du moins en partie issues des vésicules ouvertes, et naissent peut-être en partie aussi directement comme des vésicules closes.

13° Les appendices qui ne sont formés que de faisceaux en forme de fimbria et de rameaux terminaux frangés, peut-être aussi certaines hydatides closes, naissent en partie de saillies et d'enfoncements irréguliers de l'épithélium et du mésenchyme sous-jacent, dans la région de l'épithélium

surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial, mais en partie également de solutions de continuité au bord du tissu de la fimbria, à une époque (3e mois) où ce tissu commence à se délimiter par rapport à la surface environnante du ligament.

14° C'est de cette dernière façon que se constituent aussi tous les appendices de la face postérieure du mésosalpinx, tant les hydatides closes que les appendices pourvus de faisceaux terminaux en forme de fimbria.

15° Tandis que, chez la femme adulte, les appendices de la face postérieure du mésosalpinx sont toujours situés au voisinage immédiat du tissu de la fimbria, il n'est pas rare de trouver ceux de la face antérieure beaucoup plus loin de la fimbria. Conformément à la configuration du lieu d'origine dans les stades de 2,3 à 4,5 cm., ils sont alors d'autant plus éloignés de la trompe qu'ils sont situés plus loin du tissu de la fimbria dans le sens médian.

16° La constitution du pédoncule des appendices typiques, se produit par suite des conditions normales de nutrition et des propriétés prolifératives qui caractérisent toutes les formations issues de l'épithélium de Muller pendant la vie intra-utérine. Etant donné leur situation isolée à la surface du ligament, les appendices dépassent à ce point de vue tout ce qui les entoure. Il n'est pas impossible, cependant, que les pédoncules nés dans la période intra-utérine subissent encore un allongement relatif pendant la vie extra-utérine, par exemple à la suite de grossesses répétées.

17° On a observé pendant la période fœtale un maximum de 5 ébauches d'appendices typiques sur la face antérieure du mésosalpinx d'un même côté.

18° Il est très vraisemblable qu'une partie des vésicules closes typiques de l'embryon de 2 mois restent enfermées dans le ligament. Il n'est, par suite, pas impossible qu'elles puissent à leur tour fournir des « cystes parovariens ».

19° Selon toute apparence, les diverticules tubaires naissent d'irrégularités dans la délimitation du tissu de la fimbria

par rapport à la partie céphalique de l'épithélium surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial. Si une partie de cet épithélium ne subit pas de dégénérescence, et qu'il se développe au contraire comme les autres parties de l'épithélium de Muller qui se transforment en formations durables, elle pourrait éventuellement, par suite de ses propriétés prolifératives, être enfoncée, par un processus de pénétration, dans le tissu lâche sous-jacent. Et une séparation éventuelle totale de la surface donnerait alors naissance à un cyste diverticulaire.

20° On ne peut pas tenir pour impossible que les ostia supplémentaires situés au voisinage de l'ostium abdominale de la trompe ne reconnaissent comme origine une ébauche primitive multiple du canal de Muller. Les ostia situés plus loin dans le sens médian doivent être peut-être rapportés à des communications accidentelles qui se forment pendant que le canal de Muller croît dans le sens caudal, entre ce canal et l'épithélium superficiel.

Je tiens à exprimer ici ma reconnaissance envers toutes les personnes qui m'ont aidé à rassembler les matériaux étudiés. C'est avant tout M. le professeur R. Kolster, qui a mis à ma disposition toute sa collection de fœtus, et a ainsi rendu ce travail possible. Pour ses conseils et pour l'intérêt avec lequel il a suivi la marche de mes recherches, je lui exprime mes remerciements les plus sincères.

Je suis aussi très reconnaissant à M. le professeur G. Heinricius, qui a bien voulu me donner un grand nombre d'annexes enlevées au cours d'opérations.

BIBLIOGRAPHIE

1. ALLEN, B. M. — The embryonic development of the ovary and testis of the mammalia. *Amer. Journ. of Anatomy*, 1905, Vol. III.

2. AMANN jr, J. A. — Beiträge zur Morphogenese der Müllerschen Gänge und über accessorische Tubenostien. — *Arch. für Gynäk.* 1892, Bd 42.

3. AMPT, C. — Zur Histologie des Parovariums und der Cysten des Lig. latum. — *Centralbl. für Gynäk.* 1895, Nr 34.

4. BALLANTYNE, J. W. and WILLIAMS, J. D. — The histology and pathology of the Fallopian tubes. *The British médic. Journ.* 1891. Vol. I.

5. BORNHAUPT, T. — Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hünchen. *Inaug. Diss. Riga.* 1867. (Cit. WALDEYER (50)).

6. BÜHLER, A. — Geshlechtsdrüsen der Säugetiere. *Handb. der vergl. und exper. Entw. der Wirbeltiere* von O. HERTWIG, 1906, Bd 3, Teil I, Kap. 2.

7. ELZE, CURT. — Beschreibung eines menschlichen Embryo von 7 mm grössten Länge..... — *Anat. Hefte.* 1907, Bd 35.

8. VAN ERP TAALMAN KIP, M. J. — Over de Ontwikkeling van de Mullersche Gang bij Zoogdieren. — *Tijdschrift d. Nederl. Dierk. Vereen.* 1893. (Cit. HOLZBACH (15)).

9*a*) FELIX, W. — Die Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane. *Handb. der vergl. und exper Entw. der Wirbeltiere* von O. HERTWIG. 1906, Bd 3, Teil I, Kap. 2.

9*b*) » — Die Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane. *Handb. der Entwickelungsgenhichte des Menschen* von KEIBEL und MALL. Bd II, 1911.

10. GAGE, SUZANNA. P. —The Mesonephros of a three weeks human embryo. *Amer. Journ. of Anat.* 1904, Vol. III.

11. GEBHARD. C. — Zur Pathologie des Parovariums. *Zeitschr. f. Geb. und Gyn.* 1894, Bd 31.

12. » — Zu dem Aufsatz « Polemisches die Pathologie des Parovariums betreffend ».... *Centralbl. f. Gyn.* 1894, Nr 38.

13. » — Pathologische Anatomie der weiblichen Sexualorgane. Leipzig, 1899.

14. HENNIG, C. — Der Katarrh der weiblichen Geschlechtsteile. Leipzig, 1862.

15. HOLZBACH, R. — Die Hemmungsbildungen der Müllerschen Gänge im Lichte der vergl. Anat. und Entwickelungsgeschichte. *Beiträge zur Geb. und Gyn.* 1909, Bd 14.

16. JANOSIK, J. — Zwei junge menschliche Embryonen *Arch. f. mikr. Anat.* 1887, Bd 30.

17. KEIBEL, F. — Zur Embryologie des Menschen, der Affen und Halbaffen. *Verh. Anat. Gesell.* Versamml. XIX, 1995.

18. KLOB, J. — Pathologische Anatomie der weiblichen Sexualorgane. 1864.

19. KOBELT, G. L. — Der Nebeneierstock des Weibes....... *Heidelberg.* 1847.

20. KOSSMANN, R. — Ueber accessorische Tuben und Tubenostien. *Zeitschr. f. Geb. und Gyn.* 1894, Bd 29.

21. » — Zur Pathologie der Parovariums. *Ibid.* 1894, Bd 31.

22. » — Polemisches die Pathologie des Parovariums betreffend. *Centralbl. f. Gyn.* 1894, Nr 28, 34, 42.

23. » — Anatomie und Pathologie des Nebeneierstockes *Die Krankheiten der Eierstöcke und Nebeneierstöcke* von A. MARTIN. Leipzig 1899.

24. KÖLLIKER, H. — Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig. 1879, 2 Aufl.

25. LUSCHKA H. — Die Appendikulargebilde. *Virch. Arch.* 1854 Bd VI.

26. MAC CALLUM, J. B. — Notes on the Wolffian body of higher Mammals. *Amer. Journ. of Anat.* 1902, Vol. I.

27. MERKEL, W. — Beiträge zur pathologischen Entwickelungsgeschichte der weiblichen Genitalien. *Inaug. Diss.* Erlangen, 1856.

28. MEYER, Rob. — Ueber die Beziehung der Urnierenkanälchen zum Coelomepithel nach Untersuchungen an Meerschweinchenembryonen. *Anat. Anz.* 1904, Bd 25.

29. » — Zur Kenntnis der kranialen und kaudalen Reste des Wolffschen Ganges beim Weibe, mit Bemerkungen

über das Rete ovarii, die Hydatiden, Nebentuben und..... *Centralbl. f. Gyn.* 1907, Nr 7.

30. von Mihalkovics, G. V. — Unters. über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Hist.* 1885, Bd II.

31. Morgagni, J. B. — De Sedibus et Causis morborum. Venetiis, 1762. Epist. XLIII, 16 et XXXVIII, 34, 35.

32. von Möller, Fr, — Uber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* 1899. Bd 65.

33. Nagel, W. — Die weiblichen Geschlechtsorgane. *Handb. der Anat. des Menschen,* von V. von Bardeleben. Bd VII. Teil II, Abt. I, Jena, 1896.

34. Peters, H. — Ueber pathologische Coelomepitheleinstülpungen beim menschl. Embryo. *Verh. deutsch. Gesell. f. Gyn.* 1897.

34*a*). Rabl, H. — Ueber die Vorniere und die Bildung des Müllerschen Ganges bei Salamandra Maculosa. *Arch. f. mikr. Anat.* 1904, Bd 64.

35. Richard, G. — Anatomie des trompes de l'utérus. Thèse, Paris, 1851. (Cit. Roth [39]).

36. Rokitansky, C. — Ueber accessorische Tubarostien und Tubaranhänge. *Allg. Wiener Med. Zeit.* 1859, Nr 32.

37. Rosenmuller, J. Ch. — Quaedam de ovariis embryonum et fœtuum humanorum. Lipsiæ, 1802.

38. Rossa, R. — Die gestielten Anhänge des Lig. Latum. Berlin 1899.

39. Roth, M. — Ueber einige Urnierenreste beim Menschen. *Festschrift zur Feier der Univ. Würzburg von der Univ. Basel.* 1882.

40. Ruge, C. — *Centralbl. f. Gyn.* 1894, Nr 34.

41. Sainmont, G. et von Winiwarter, H. — Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (Chat) *Arch. de Biol.* 1909. T. 24.

42. Schickele, G. — Ueber die Herkunft der Cysten der weiblichen Adnexa, ihrer Anhangsgebilde...... *Virch. Arch.* 1902, Bd 169.

43. Semper, C — *Arbeiten aus dem Zoolog.-Zootom. Institut in Würzburg.* 1875, Bd II.

44. de Sinéty, L. — Sur le développement des follicules de de Graaf dans l'ovaire. *Gaz. méd. de Paris*, 1875.

45. Sänger, M. — Conception durch ein access. Tubenostium. *Monatschr. f. Geb. und Gyn.* 1895.
46. Tandler. J. — Ueber Vornierenrudimente beim menschl. Embryo. *Anat. Hefte.* 1905, Bd 28.
47. Toldt, C. — Die Anhangsgebilde des menschl. Hodens. *Wien. Sitz.-Ber. Math.Naturw. Cl.* Abt. III, Bd 100.
48. Tourneux, F. et Soulié, A. — Sur l'existence d'un pronéphros rudimentaire chez l'embryon de taupe et sur ses relations avec l'hydatide pediculée. *C. R. Ass. Anat.* Sec. 5. Liége 1903. (Cit. v. Winiwarter [57]).
49. Veit, O. — Ueber das Vorkommen von Vornierenrudimenten und ihre Beziehungen zur Urniere beim Menschen. *Marb. Sitz.-Ber.* 1909.
50. Waldeyer, W. — Eierstock und Ei. Leipzig, 1870.
51. » — Ueber die sogen. ungestielte Hydatide des Hodens. *Arch. f. mikr. Anat.* 1876. Bd 13.
52. Wichmann, S. E. — Zur Kenntnis der Parovarialcysten. Eine pathologisch-anatomische und klinische Studie. *Inaug. Diss.* Berlin 1911.
53. » — Ueber die Entstehung der Urogenitalverbindung und die Bedeutung der Müllerschen Genitalgänge bei den Säugetieren. *Anat. Hefte.* 1912, Bd 45.
54. » — Ueber die Bedeutung des Müllerschen Epithels nach Studien am Menschen. *Verbandl. Anat. Gesellsch.* Versammml. Greifswald 1913. *Ergänz.heft.*, S. 139.
55. Wilson, G. — The development of the ostium abdominale tubae in the Crocodile. *Anat. Anz.* 1896, Bd 12.
56. Winckel, F. — Die Pathologie der weiblichen Sexualorgane. 1878.
57. von Winiwarter, H. — La constitution du corps de Wolff et le développement du canal de Müller dans l'espèce humaine. *Arch. de Biol.* 1910, T. 25.

EXPLICATION DES FIGURES

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire d'Abbé. L'attention a été portée surtout sur la hauteur et l'extension, absolues et relatives, des différentes régions épithéliales.

PLANCHE XV.

FIG. 1 à 5. — Les figures 1-4 sont des coupes transversales prises à l'extrémité céphalique, la fig. 5 dans la partie centrale du bourrelet urogénital chez l'embryon de 2,3 cm. cas I; les fig. 1-4 proviennent du côté gauche, la fig. 5 du côté droit. La fig. 1 représente une coupe transversale prise à l'extrémité céphalique du sillon de Müller, la fig. 2, une coupe prise un peu au dessus et la fig. 3 un peu au dessous de l'ostium abdominal du canal de Müller; la fig. 4 est prise d'une coupe transversale située à env. 30-40 μ plus bas que la fig. 3, et la fig. 5 est à env. 200 μ de l'ostium abdom., à peu près à la limite entre l'époophoron et le paroophoron. Grossissement env. 225 fois. P., paroi postérieure de la cavité péritonéale. Gl., « glomérule externe ». S. M., sillon de Müller. S., sillon à l'extrémité céphalique du bourrelet rénal primordial. C. M., canal de Müller. V. o., vésicule cellulaire, s'ouvrant sur la surface dans une coupe un peu plus éloignée dans le sens caudal. E., épithélium surélevé de la face postérieure du bourrelet rénal primordial. C. W., canal de Wolff. Gl. I., glomérule interne du mésonéphros en face de l'extrémité caudale du glomérule externe (gl. fig. 5). Ov., ovaire. L., ligament. C. d. M., canalicules du mésonéphros. C. R., capsule rénale.

FIG. 6 (cas II, embryon de 3 cm.) prise à l'extrémité céphalique du bourrelet urogénital. Grossissement env. 225 fois. O. S., ostium tubaire supplémentaire. C., trois canaux

épithéliaux s'enfonçant du sillon de Müller dans le mésenchyme. E. g., épithélium un peu relevé se prolongeant sur la glande génitale.

FIG. 7 (cas II) à 300 μ plus bas que la coupe de la fig. 6. Grossissement env. 60 fois. V., vésicule épithéliale close. G. p., globe cellulaire plein en voie de dégénérescence. T., le testicule.

FIG. 8 à 12 (cas III, embryon de 4,5 cm.). Les coupes transversales sont éloignées l'une de l'autre de 30, 70, 50 et 160 μ dans le sens céphalocaudal. Grossissement env. 225 fois. Mêmes désignations que ci-dessus. La bande d'épithélium surélevé marquée E suit un parcours ininterrompu de la fig. 8, au pôle céphalique du bourrelet urogénital où il est en connexion avec l'épithélium du sillon de Müller S. M. jusqu'à la fig. 12 où il se termine à la protubérance qui renferme la vésicule V ; il a donc une extension de plus de 300 μ.

FIG. 13 (cas V, embryon de 5 cm.), prise à l'extrémité céphalique du bourrelet urogénital. Grossissement env. 120 fois. Elle montre le passage de l'épithélium du sillon de Müller à la surface de la glande génitale (E. g.).

FIG. 14. — (Voir l'explication de la fig. 15).

PLANCHE XVI.

FIG. 15 (cas VI, fœtus de 8 cm.) comme la fig 14 ; elle est prise au voisinage de l'ostium abdominale tubae. Des deux côtés un ostium supplémentaire du canal de Müller (O. S.) et une vésicule cellulaire ouverte (V. O.) renfermée dans une protubérance du mésenchyme ont été atteintes par la coupe. Grossissement env. 60 fois.

FIG. 16 à 19. — Les fig. 16-19 sont tirées du cas VII, fœtus de 9 cm. Les fig. 16-17 montrent deux glomérules de la partie céphalique du rein primordial voisines l'une de l'autre et en voie de dégénérescence. Les cavités de Bowman, *B*, sont reliées à la cavité péritonéale par les canalicules du néphrostome *n. k.* dans la région d'un sillon longitudinal. Grossissement env. 225 fois.

FIG. 18. — Coupe prise dans la région de l'ostium abdominal du canal de Müller. Elle montre une vésicule close V.

dans le mésenchyme et une autre ouverte V. o. enclavée dans une protubérance pédiculée du mésenchyme. Cette dernière s'ouvre à la surface dans une coupe suivante ; sur la figure on ne voit que la connexion épithéliale avec la surface. Grossissement env. 60 fois.

Fig. 19. — Quelques coupes plus bas que la précédente. Le vésicule cellulaire fermée V, située non loin de l'épithélium de Müller (S. M.), est en relations avec la surface par quelques noyaux cellulaires serrés. A l'extrémité opposée il y a une seconde cavité fermée, partiellement remplie de cellules en voie de dégénérescence, d'origine épithéliale, peut-être aussi mésenchymatique. Grossissement env. 440 fois.

Fig. 20 (cas VIII, fœtus de 11 cm.) : schéma d'une reconstruction graphique approximative. L'abscisse est constituée par la ligne qui réunit les centres des « lignes de hile » (v. *Anat. Hefte,* vol. 45, 1912, p. 633) dans les coupes transversales, et qu'on a conçue comme une ligne droite ; les ordonnées donnent les distances des différentes formations épithéliales rapportées à l'abscisse. Grossissement env. 50 fois. — O., ostium abd. tubae. O. s,, ostium tubaire supplémentaire. F., tissu de la fimbria. V., vésicule cellulaire close. C., en partie sillon épithélial, en partie canal à cellules cylindriques. C. s., pont cellulaire plein du canal tubo-rete-époophorique à la surface du ligament. C. O., connexion analogue, mais creux. O. T., ostium de canalicule tubo-rete-époophorique. A., anastomose du canal tubo-rete-époophorique avec un des canalicules de l'époophore situés le plus sur le côté. T., le canalicule tubo-rete-époophorique. H., ligne qui réunit les centres des lignes de hile, représentée comme ligne droite. R., rete ovarii. Ov., ovaire. Ep., canalicule de l'époophore. C. W., canal de Wolff. 1, 2 et 3 désignent les coupes d'après lesquelles ont été dessinées les figures 21, 22 et 23.

Fig. 21 à 23. — Les fig. 21-23 expliquent la figure précédente ; mêmes désignations que ci-dessus. Grossissement 120 fois.

Fig. 24 (cas IX, fœtus de 11 cm.). S. F., silon de la fimbria d'où s'est détaché plus haut le canal tubo-époophorique C. T.-E. Quelques coupes plus bas ce canal entre en connexion par son extrémité pleine avec le canal de l'époophore Ep. V., vésicule close. E., épithélium surélevé. C. M., canal de Müller. Grossissement 120 fois.

Fig. 25 (cas IX). C. T.-R., canalicules rete-tubaires, issus du sillon de la fimbria S. F. et qui, sur des coupes suivantes, se mêlent aux canalicules du rete. Gl., coupe transversale du fragment céphalique du « glomérule externe ». Grossissement 120 fois.

Fig. 26 (cas IX). Gl.. coupe transversale du fragment caudal du « glomérule externe ». Grossissement 440 fois.

Fig. 27 (cas XIII, fœtus de 22,5 cm.). Gl., coupe de la partie centrale du « glomérule externe ». Grossissement 440 fois.

Fig. 28 (cas X, fœtus de 16 cm.). S. M., partie céphalique du sillon de Müller. V., vésicule cellulaire close à l'intérieur d'une protubérance du mésenchyme assez longue et à pédicule mince, qui s'insère sur la face postérieure du ligament. Les cellules de la vésicule sont, sur quelques coupes non dessinées, reliées par l'intermédiaire de cellules épithéliales en voie de dégénérescence aux cellules cylindriques à la pointe de la protubérance. Sur le même côté de la vésicule, le mésenchyme est en voie de dégénérescence hyaline. Grossissement 225 fois.

Planche XVII.

Fig. 29 à 32. — Les fig. 29-32 (cas XII, fœtus de 22,5 cm.) montrent un appendice pédiculé ouvert, dont l'épithélium est relié à la surface en deux endroits, par un canal virtuel (C. v., fig. 29) et par une large ouverture (C. o., fig. 32). Grossissement 80 fois.

Fig. 33. — La fig. 33 (cas XV, fœtus de 38 cm.) est obtenu par un procédé de reconstruction analogue à celui de la fig. 20. Grossissement 20 fois ; mêmes désignations que dans cette figure. Les nos 1, 2 et 3 indiquent les coupes des fig. 34-36 (grossissement 80 fois).

Fig. 37 et 38). — Les fig. 37 et 38 (cas XV. fœtus de 38 cm.) montrent une vésicule fermée à pédicule incomplet, en contact étroit avec la surface du ligament, dont l'épithélium (E) est localement élevé. Grossissement 80 et 225 fois.

Fig. 39 à 44. — Les fig. 39-44 (nouveau-né) sont empruntées à des coupes transversales d'un appendice à long pédicule, éloignées l'une de l'autre de 550, 450, 270, 660 et 840 μ. Grossissement 15 fois. — *a*, cavité fermée remplie presque jusqu'à éclatement d'une secrétion, et à travers de laquelle circulent des plis de la muqueuse minces et non ramifiés. *b*, cavité reliée à la cavité péritonéale (fig, 44) et entièrement remplie de plis de la muqueuse plus épais et très ramifiés. *c*, cavité fermée assez fortement gonflée de secrétion ; simples indications de plis de la muqueuse. *d*, cavité analogue enclavée dans une protubérance offrant en partie un pédicule secondaire. E, épithélium surélevé contre la cavité *d*.

Explication des figures dans le texte I à X.

Les figures I à X (cas XI, fœtus de 18 ctm.) représentent des coupes transversales des annexes, se succédant dans le sens latéro-médial. Les trois coupes les plus latérales sont à 90 μ environ l'une de l'autre ; les quatre suivantes sont à environ 180 μ, et les trois dernières à environ 270 μ. Grossissement 45 fois.

Les figures I à IV montrent un diverticule tubaire en forme de canal (C. D) d'environ 400 μ de longueur, qui chemine sous la face antérieure du ligament. A la surface de ce dernier, il est accompagné par un ruban de cellules épithéliales cylindriques (E), partiellement creusé d'un canal (E C). Dans le prolongement de ces formations, on trouve à la surface du ligament de petits îlots d'épithélium cylindrique ou cubique (E) (fig. V, VI, VII et VIII), qui sont surtout situés dans le voisinage des 5 vésicules cellulaires closes et ouvertes (V et V O) (fig. VI, VII, VIII, IX et X). Plus on se dirige médialement, plus ces vésicules cellulaires, enfoncées dans le ligament, sont rapprochées du point d'attache du mésosal-

pinx avec le ligament large (fig. IX). Les lettres Rp., dans les figures IV à VI, indiquent un appendice irrégulier en forme de bouquet, à la face postérieure du ligament. Tu, trompe. Ov., ovaire. R., rete ovarii. P., pédicule de l'appendice V, dessiné dans la fig. X.

TABLE DES MATIÈRES.

7 61

Recherches sur l'embryologie des Reptiles.

Acrogénèse, Céphalogénèse et Cormogénèse chez Chrysemys marginata (1),

PAR

A. BRACHET.

(Planches XVIII, XIX et XX).

INTRODUCTION.

L'étude que j'ai publiée en 1907 (2) sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens, m'avait amené à conclure que, dans le développement de *Rana* ou de *Bufo*, trois étapes qui se succèdent en principe, tout en s'interpénétrant partiellement en fait, aboutissent à l'édification du corps tout entier avec ses diverses régions. La première de ces étapes est la gastrulation, la seconde la fermeture excentrique du blastopore dans le sens cranio-caudal (concrescence ou pseudo-concrescence) ; la troisième enfin est l'allongement des parties déjà formées, grâce à l'intervention d'une zone de croissance appositionnelle, occupant le pourtour antérieur et latéral du canal neurentérique.

(1) Je dois le mot *cormogénèse*, signifiant *formation du tronc*, à mon excellent collègue, M. le Professeur E. Boisacq. Il est correct au point de vue étymologique, bien qu'il ne soit pas le meilleur ; je l'ai adopté pour éviter des confusions et des conflits de priorité. Je saisis l'occasion de remercier M. Boisacq pour l'extrême obligeance qu'il a mise à me documenter.

(2) A. Brachet. Recherches sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens. *Arch. Biol.*, t. XXIII, 1907.

A chacune de ces étapes correspond la formation d'une partie déterminée de l'embryon. Bien que je n'aie pas, à cette époque, précisé ce qui procède de la gastrulation proprement dite, il résulte de toute ma description qu'elle correspond, au point de vue évolutif, à ce que HUBRECHT (1) appelle la *céphalogénèse* ; je veux dire par là qu'au-dessus du point où la lèvre craniale du blastopore apparaît en premier lieu, ne se forme que la partie préchordale de la tête : la région que, selon la terminologie récemment proposée par HATSCHEK (2), on pourrait désigner par le terme d'*acromérite* ; je donnerai, dans la suite de ce travail, le nom d'*acrogenèse* aux processus par lesquels elle s'édifie. Dans la seconde étape, par le fait de la fermeture du blastopore dans le sens cranio-caudal, s'édifie une partie nouvelle du dos de l'embryon, constituant au début ce que DE SÉLYS-LONGCHAMPS (3), dans son étude du développement des Cyclostomes, a très justement proposé d'appeler la voûte deutentérique ; à ses dépens se constituent : la chorde et le mésoblaste céphaliques, la partie cérébrale du système nerveux central avec la crête ganglionnaire des nerfs craniens mixtes (trijumeau, acoustico-facial, glosso-pharyngien, vague) et la voûte de l'intestin branchial. Dès lors, on doit considérer la fermeture du blastopore comme le processus essentiel et initial de la *céphalogénèse*. Enfin la zone de croissance appositionnelle, qui n'apparaît et n'entre en activité que quand le blastopore est fermé, forme le tronc

---

(1) A.-A.-W. HUBRECHT. Die Gastrulation der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* Bd. XXVI, 1905. — Early ontogenic phenonena in Mammals and their bearing on our interpretation of the phylogeny of the Vertebrates. *Quart. Journ. microsc. Sc.* t. 53, 1908.

(2) B. HATSCHEK. Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. 1. Mitteilung : Das Acromerit des Amphioxus. *Morph. Jahrb.* Bd. 35, 1906. — 2. Mitteilung : Das primitive Vorderende des Wirbeltierembryos. *Morph. Jahrb.* Bd. 39, 1909. — 3. Mitteilung. Ueber das Acromerit und über echte Ursegmente bei Petromyzon. *Morph. Jahrb.* Bd. 40, 1910.

(3) DE SÉLYS LONGCHAMPS. Gastrulation et formation des feuillets chez Petromyzon Planeri. *Arch. Biol.*, t. XXV, 1910.

et plus tard la queue ; son étude est du ressort de la *cormogénèse.*

L'existence de ces trois étapes ressortait, chez les embryons d'Amphibiens, avec une telle clarté, qu'elle semblait être l'expression d'une loi morphogénétique importante et susceptible dans le cas de son extension à l'ensemble des craniotes, d'éclairer d'un jour nouveau l'évolution de leur Phylum. Partant de cette idée, j'avais déjà cherché, en 1907, à réunir dans ce que l'on connaît de l'embryologie des Poissons et des Amniotes, certains indices des trois étapes fondamentales par lesquelles se constitue le corps de l'embryon de *Rana.* Toutefois, je ne m'étais avancé sur ce terrain qu'avec une grande prudence, mon but étant, avant tout, de montrer qu'il y avait, dans cet ordre d'idées, matière à des recherches fructueuses. La même opinion fut émise un peu plus tard par H. MARCUS (1), et, en outre, dans ces dernières années, HUBRECHT (2), ASSHETON (3) et D. DE LANGE Jr (4) ont publié d'importants travaux sur l'origine primaire des diverses régions du corps chez les Vertébrés.

Ce qui précède indique, d'une façon très sommaire, l'idée générale à laquelle m'avaient conduit mes études sur l'embryologie des Amphibiens. Elle est aussi à la base de ce tra-

---

(1) H. MARCUS. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. III. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. *Morph. Jahrb.* Bd. 40, 1909.

(2) A.-A.-W. HUBRECHT. *Loc. cit.*

(3) R. ASSHETON. The primitive streak of the rabbit; the causes which may determine its shape, and the part of the embryo formed by its activity. *Quart. Journ. micr. Sc.*, v. 37, 1895. — On the growth in length of the frog embryo. *Ibidem.* — On growth centres in Vertebrate embryos. *Anat. Anz.* Bd. 27, 1905. — Professor Hubrecht's paper on the early ontogenetic phenomena in Mammals: An appreciation and criticism. *Quart. Journ. micr. Sc.*, v. 54, 1910. — Gastrulation in birds. *Quart. Journ. micr. Sc.*, v. 58, 1912.

(4) D. DE LANGE, Jr. Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte des Japanischen Riesensalamanders. (Megalobatrachus maximus Schlegel). *Anat. Anz.* Bd. 42, 1912 et Bd. 43, 1913.

vail, mais elle diffère profondément des déductions que Hubrecht, Assheton et De Lange ont tirées de leurs propres recherches. Il importe donc que je précise, jusque dans les détails, la façon dont se posent les questions dont il sera traité ici ; ma description sera ainsi allégée et les conclusions s'en dégageront plus aisément.

En 1902 (1) déjà, j'avais observé, chez les Amphibiens, les faits suivants : après l'achèvement de la blastula, un *clivage gastruléen* se produit au pourtour du plancher de la cavité de segmentation, dans la zone marginale de Götte, et la subdivise en un ectoblaste et un endoblaste ; il débute dans la partie craniale de l'œuf — celle où sera l'extrémité céphalique de l'embryon futur — et se propage rapidement vers la partie caudale. Quand ce clivage est achevé, l'ectoblaste et l'endoblaste restent en continuité au point où il s'est arrêté, et ce point de continuité forme, sur tout le pourtour de la blastula, ce que j'ai proposé d'appeler le *blastopore virtuel*. Quand l'archenteron se creuse dans l'endoblaste issu du clivage gastruléen, le blastopore virtuel devient *réel*, c'est à dire qu'il se délimite par une lèvre saillante. Tout comme le clivage, ce processus débute dans la partie craniale pour se propager ensuite. La gastrulation s'achève alors par une invagination endoblastique, qui a pour résultat d'étendre l'archenteron et de faire disparaître la cavité de segmentation ; je renvoie pour tout ce qui la concerne au travail original. Au fur et à mesure que de nouvelles parties du blastopore virtuel deviennent réelles, celles qui se sont transformées les premières descendent en confluant vers le pôle inférieur de l'œuf. Ainsi le blastopore se ferme progressivement dans le sens cranio-caudal par un processus qui, sans être une concrescence au sens strict du mot, en

(1) A. Brachet. Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens Urodèles et Anoures. *Arch. Biol.*, v. XIX, 1902. Voir aussi : Gastrulation et formation de l'embryon chez les Chordés. *Anat. Anz.* Bd. XXVII, 1905.

est l'équivalent [1]. Quand la lèvre caudale devient visible, ce mouvement de descente est déjà presque achevé, et le blastopore circulaire n'est jamais qu'un étroit orifice par où sort un petit bouchon vitellin.

La fermeture du blastopore est donc autre chose que la gastrulation ; en principe, sinon en fait, elle lui est consécutive ; depuis un point situé un peu au-dessous de l'équateur jusqu'au delà du pôle inférieur de la gastrula, elle édifie une partie nouvelle à l'archenteron, dont elle constitue la voûte (*deutenteron* de DE SÉLYS LONGCHAMPS).

Jusqu'alors, l'œuf est resté sphérique ; l'embryon ne s'est ni allongé ni redressé. Il va le faire à partir de ce moment, parce que, au niveau du blastopore, ou plutôt de ce qui en reste, les feuillets se concentrent, entrent en intense prolifération et *apposent* constamment de nouveaux éléments à l'extrémité de la partie du corps déjà formée. Il se forme donc là une zone de croissance appositionnelle très facile à distinguer, grâce à laquelle l'embryon grandit. Elle caractérise la troisième et dernière phase de la formation de l'embryon.

Naturellement, pendant ce temps, les organes axiaux de l'embryon (plaque médullaire, chorde dorsale) et le mésoblaste se forment, et chez *Rana fusca*, leur délimitation commence avant l'entrée en activité de la zone de croissance appositionnelle, pour se poursuivre ensuite dans les régions qui tirent leur origine de cette dernière. Or, le développement de la chorde et du feuillet moyen n'a pas partout la même allure ; les différences sont de deux ordres :

a) Dans la partie du dos de l'embryon qui a pour origine la fermeture excentrique du blastopore, et qui, par conséquent, est située au devant de la zone de croissance, ce développement part du blastopore devenu punctiforme et se propage

---

(1) DE SÉLYS-LONGCHAMPS, dans son travail sur le développement, l'ammocète a donné de ce processus une description très exacte et qui a le mérite d'être simple et claire. (V. DE SÉLYS-LONGCHAMPS, *loc. cit.*).

de là, d'arrière en avant, tout le long de la voûte deutentérique ; à son extrémité antérieure, la chorde s'arrête et reste longtemps en continuité avec l'hypoblaste, tandis que le mésoblaste continue à s'édifier à la voûte *archentérique*, jusqu'au niveau de la membrane pharyngienne (Corning [1]), Brachet [2]). Là se forme donc le mésoblaste de la portion préchordale de la tête, que, avec Hatschek, j'appellerai l'acromérite, en n'attribuant toutefois à ce terme qu'une signification purement topographique.

Au contraire, dans la partie du corps qui procède de l'activité appositionnelle de la zone de croissance, laquelle siège toujours à l'extrémité postérieure et recule constamment, l'isolement de la chorde et du mésoblaste se fait en sens inverse, c'est à dire en direction cranio-caudale. Il y a donc, à la limite entre la « portion blastoporale » du dos de l'embryon et la « portion appositionnelle », une sorte de point nodal à partir duquel chorde et feuillet moyen se sont isolés en sens inverse.

b) A cette différence s'en ajoute une autre, très importante. Elle porte sur le détail des processus de délimitation du mésoblaste et de constitution de l'hypoblaste définitif du tube digestif, dans les deux portions précitées. Il serait trop long de les rappeler ici, et je préfère renvoyer le lecteur aux pages 175 à 210 de mon travail de 1902. Je me bornerai à rappeler que ce n'est que dans la portion appositionnelle, par conséquent à des stades relativement avancés du développement, que les coupes ont l'aspect qui a frappé Lwoff, Brauer et Götte [3], et qui leur a fait admettre l'existence d'une « plaque dorsale ou chordo-mésoblastique », idée que j'ai

---

(1) H.-K. Corning. Ueber einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. *Morph. Jahrb.* Bd. 27, 1899.

(2) A. Brachet. Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. *Arch. Biol.*, v. XIX, 1903.

(3) Je renvoie le lecteur, pour la discussion des idées de ces auteurs, à mes travaux *loc. cit.*, 1902 et 1907. Il en est de même pour la bibliographie se rapportant à la concrescence, l'origine de la chorde, etc.

d'ailleurs vivement combattue dans mon travail. Ce sont des aspects analogues qui sont à la base de la théorie bien connue d'O. Hertwig (1) sur le développement du feuillet moyen chez tous les Vertébrés.

L'essentiel, au point de vue qui nous intéresse en ce moment, c'est la présence de caractères différentiels entre les deux régions. Or, je ne suis pas seul à les avoir reconnus : ils ont été signalés par Schwink (2), Seemann (3), De Lange Jr (4) et d'autres encore, mais sans que ces auteurs aient insisté suffisamment sur leurs relations topographiques.

Mais tous ces faits n'ont acquis pour moi leur portée et leur signification véritables qu'en 1907 (5), quand, après avoir étudié le développement de la plaque médullaire et de la crête ganglionnaire des nerfs craniens mixtes, j'ai pu établir que les ébauches du cerveau et du bulbe, avec celles du trijumeau, de l'acoustico-facial, du glosso-pharyngien et du pneumogastrique, occupent exclusivement ce que j'appelais la portion blastoporale du corps, *mais l'occupent toute entière.* J'ai reconnu, en effet, que la limite caudale de l'ébauche du vague, représentée par la partie correspondante de la crête ganglionnaire, se trouve juste au devant de la zone de croissance appositionnelle. Elle se continue là dans la crête ganglionnaire du tronc.

Or, les nerfs craniens mixtes, du trijumeau au vague, sont

---

(1) O. Hertwig. Die Lehre von den Keimblättern. *Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere,* 1903. On y trouvera l'exposé complet des idées qu'O. Hertwig avait développées dans ses travaux antérieurs, revisées et appuyées sur de nouvelles observations.

(2) Schwink. Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. *München* 1889.

(3) J. Seemann. Ueber die Entwicklung des Blastoporus bei Alytes obstetricans. *Anat. Hefte.* Bd. 33, 1907.

(4) D. De Lange Jr. *Loc. cit.* et : Die Keimblätterbildung des Megalobatractus maximas Schlegel. *Anat. Hefte.* Bd. 33, 1907.

(5) A. Brachet. Ontogénèse de la tête. *Loc. cit.*, 1907.

les éléments les plus constants et les plus caractéristiques de la tête des craniotes. *L'étendue de leur ébauche mesure exactement celle de la tête primordiale*, et c'est avec raison que M. FURBRINGER a donné le nom de paléocrâne au squelette qui l'entoure. Plus tard, il est vrai, la tête absorbe les parties proximales du tronc, mais ce sont là des complications secondaires, différentes suivant les groupes et de date relativement récente.

Il résulte des faits que je viens de rappeler que, chez les Amphibiens tout au moins : 1°) la partie du corps de l'embryon qui procède de la voûte archentérique vraie, c'est à dire qui dérive immédiatement de la gastrulation, est la tête antérieure, avec le mésoblaste prémandibulaire et, au point de vue sensoriel, les organes olfactif et visuel. Elle correspond *assez* exactement à l'acromérite de HATSCHEK et j'appellerai *acrogenèse* l'ensemble des processus par lesquels elle se forme ; 2°) La fermeture du blastopore par concrescence de ses lèvres dans le sens cranio-caudal, qui est consécutive à la gastrulation, est la première manifestation de la *céphalogénèse*. Toute la portion chordale de la tête primordiale, jusqu'à la limite caudale de la crête ganglionnaire du vague, en procède entièrement et exclusivement. La tête primordiale occupe donc la place du large blastopore de la gastrula et s'édifie progressivement, du trijumeau au pneumogastrique, par le fait de sa fermeture dans le sens cranio-caudal; 3°) Enfin, il est évident que le tronc et la queue résultent de l'activité de la zone de croissance appositionnelle, qui *les surajoute* aux régions antérieurement formées. C'est ce que je propose de désigner sous le nom de *cormogénèse*.

Bien que de nombreux travaux aient paru dans ces dix dernières années sur la gastrulation et la formation des feuillets chez les Anamniotes, je ne pense pas qu'il y ait lieu pour moi, de modifier les conclusions que je viens de rappeler. Certes, les avis diffèrent dans l'interprétation des détails du développement du mésoblaste et de la chorde, comme du

mode exact de fermeture du blastopore, mais je sortirais de mon sujet en abordant la discussion de ces controverses. Les faits les plus importants, au point de vue où je me placerai dans ce travail, sont, avec quelques variantes, généralement admis. Tel est le cas du clivage gastruléen, de la notion du blastopore virtuel et réel, du rôle des lèvres blastoporales dans la formation des organes axiaux de l'embryon (1). Les recherches de DE SÉLYS-LONGCHAMPS sur l'Ammocète, ont montré qu'à ces divers points de vue, les Cyclostomes offrent les plus grandes analogies avec les Amphibiens. Et même chez l'Amphioxus, les travaux de CERFONTAINE (2), de LEGROS (3) et de MAC BRIDE (4) ont souligné l'importance du blastopore dans la formation du dos de l'embryon. LEGROS, notamment, en a fourni une preuve expérimentale extrêmement nette. Peut-être cet auteur a-t-il tracé un schéma trop rigide de la concrescence du blastopore de l'Amphioxus, et à cet égard certaines des critiques que MAC BRIDE lui a adressées sont justifiées. Mais MAC BRIDE lui-même, qui ne veut pas admettre de concrescence, parce qu'il entend ce mot dans un sens trop étroit, attribue à la fermeture du blastopore un rôle essentiel dans l'embryogénèse. Enfin, il n'y a que des différences de détails entre les observations de CERFONTAINE, faites sur un matériel remarquable, et les conclusions aux-

---

(1) Il m'est impossible d'entrer dans des détails qui me feraient sortir de mon sujet. On trouvera les documents bibliographiques récents dans mon travail : *Recherches sur la gastrulation et l'origine de l'hypoblaste du tube digestif chez* Amia calva. *Zool. Jahrb.* Suppl. Bd. XV. Festschrift für SPENGEL, 1912. Voir aussi : H.-D. GOODALE : The early development of Spelerpes bilineatus. (Green). *Amer. Journ. of Anat.*, t. 12, 1911-1912.

(2) P. CERFONTAINE. Recherches sur le développement de l'Amphioxus. *Arch. Biol.*, t. XXII, 1906.

(3) R. LEGROS. Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus. *Mitt. aus d. zool. St. zu Neapel.* Bd. 18, 1907.

(4) E.-W. MAC BRIDE. The formation of the layers in Amphioxus and its bearing on the interpretation of the early ontogenetic processes in other Vertebrates. *Quart. Journ. micr. Sc.*, t. 54, 1910.

quelles j'avais abouti en 1902, dans ma première étude sur l'ontogénèse des Amphibiens.

Mais parmi les travaux concernant les premières phases de l'embryologie des Vertébrés, il en est quelques-uns que je tiens à discuter plus longuement, parce qu'ils ont eu pour objet spécial les sources de la céphalogénèse et de la cormogénèse. Peu nombreux, d'ailleurs, ils sont dus à ASSHETON, à HUBRECHT, à MARCUS et à D. DE LANGE J[r] (1) ; je commencerai par MARCUS (2).

Dans ses travaux sur la tête des Gymnophiones, MARCUS a apporté une restriction importante à la description antérieurement donnée par A. BRAUER (3) du développement des feuillets. On sait que BRAUER avait admis que la chorde toute entière, comme tout le mésoblaste, provenaient du feuillet externe de l'embryon par l'intermédiaire de la « plaque dorsale chordo-mésoblastique ». Or, MARCUS a reconnu qu'une partie au moins du mésoblaste de la tête, avec l'extrémité antérieure de la chorde, procèdent des cellules végétatives qui, aux jeunes stades, formaient la voûte de l'archenteron. Cette *entochorda* prolonge directement l'*ectochorda*, issue de la plaque dorsale, et bien qu'il ait été impossible à MARCUS de préciser la limite entre les deux, il la situe dans la région de la placode du facial. Je m'empresse de faire remarquer qu'à en juger par ce qui se passe chez les Amphibiens et les Rep-

(1) Il y aurait à ajouter à ces noms celui de A. GREIL qui a fait paraître dans : *Semon's zool. Forschungsreise*, 1908 et 1913, une monographie extrêmement étendue et abondamment illustrée, du développement de la tête du *Ceratodus*. Mais ce travail, très touffu et obscur, a fait faire à la question fort peu de progrès réels. A côté de vues purement schématiques, il contient des erreurs d'observation évidentes. En confondant la crête ganglionnaire de la tête avec des soi-disant « freie Mesodermzellen », GREIL a perdu l'un des meilleurs criteriums permettant, dans les jeunes stades, de fixer la limite entre la tête et le tronc.

(2) H. MARCUS. *Loc. cit.*, 1909.

(3) A. BRAUER. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. I. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont.* Bd. X, 1897.

tiles, cette limite s'est déjà sensiblement déplacée quand les placodes apparaissent, et je crois que dans les stades plus jeunes, elle devait être notablement plus caudale. C'est sans doute en raison de cette incertitude que MARCUS, tout en se montrant très sympathique à mon interprétation de l'origine primordiale de la tête, se tient sur la réserve pour son application stricte au développement des Gymnophiones.

Néanmoins les observations de MARCUS sont précieuses parce qu'elles démontrent, à mon sens, qu'il a eu sous les yeux des traces évidentes de la formation de la chorde et du mésoblaste *dans la zone céphalogénétique*, et que la modalité décrite par BRAUER comme se passant dans le corps tout entier ne se présente probablement que pendant la cormogénèse. Cela me permet de conclure, avec beaucoup de vraisemblance, que les grandes étapes ontogénétiques des Amphibiens anoures se retrouvent, dans leurs traits essentiels, chez les Gymnophiones.

Je passe maintenant à l'examen des travaux d'ASSHETON, de HUBRECHT et de D. DE LANGE J[r], qui m'intéressent d'autant plus que le but qu'ils se proposaient est celui-là même qui m'a incité à ces recherches. Pour la commodité du lecteur, j'ai reproduit à la page 512, en le modifiant un peu, le tableau récemment dressé et commenté par DE LANGE et qui résume bien nos manières de voir respectives.

ASSHETON défend, depuis de longues années, l'idée qu'il existe, dans l'œuf en développement, deux centres ou plutôt deux aires de croissance, qui se succèdent ontogénétiquement, et qui en se plaçant l'une derrière l'autre, créent dans l'embryon une symétrie bilatérale non existante auparavant. ASSHETON donne à ces deux aires les noms de « protogénétique » et de « deutérogénétique ». Sous l'action de la première se forme l'extrémité céphalique, jusqu'en un point qu'il est difficile de préciser, mais qui est situé en arrière de l'oreille, dans le voisinage du premier somite. Pendant la deutérogénèse, l'embryon s'allonge et la région occipitale, puis le tronc et la queue se constituent.

HUBRECHT	ASSHETON.	BRACHET.	DE LANGE.
1. Céphalogénèse. Formation de la partie préchordale de la tête, reconnaissant comme origine la gastrulation.	1°. Protogénèse. Formation de la tête jusqu'en un point assez indécis, mais siégeant en arrière de l'oreille.	1°. Gastrulation ou Acrogénèse. Formation de la portion préchordale de la tête, équivalant à la céphalogénèse de Hubrecht.	1°. Céphalogénèse ou Protogénèse. Formation de la tête jusqu'en arrière des vésicules auditives, à l'exception du mésoderme parachordal.
2. Notogénèse. Formation de la partie chordale de la tête, du tronc et de la queue.	2°. Deutérogénèse. Formation de la région occipitale de la tête, du tronc et de la queue.	2°. Céphalogénèse. Fermeture cranio caudale du blastopore et formation de la tête jusqu'à la limite caudale de la crête ganglionnaire du vague.	2°. Somatogénèse ou Deutérogénèse. Formation de la moitié antérieure du tronc, plus le mésoderme parachordal de la tête.
		3°. Cormogénèse. Formation du tronc et de la queue par l'action d'une zone de croissance appositionnelle, siégeant au-devant et sur les côtés du canal neurentérique.	3°. Urogénèse ou Tritogénèse. Bouton terminal, téloblastème, formation de la moitié postérieure du tronc et de la queue.

A première vue, il paraît y avoir une concordance heureuse entre la manière de voir d'ASSHETON et la mienne : la protogénèse et la deutérogénèse de l'embryologiste anglais correspondent assez exactement à ce que j'appelle la céphalogénèse et la cormogénèse. Et cet accord serait d'autant plus satisfaisant qu'ASSHETON, comme moi-même, a fait porter ses premières recherches sur les Amphibiens, et n'en a appliqué qu'ultérieurement les résultats aux Amniotes.

Malheureusement, l'incompatibilité de nos interprétations devient manifeste, quand on examine de près ce que sont les processus mêmes de la protogénèse et la deutérogénèse. Tout d'abord, il est incontestable que ce n'est nullement leur succession qui établit la symétrie bilatérale de l'embryon. De nombreuses recherches descriptives et expérimentales ont démontré à suffisance, à l'heure actuelle, que l'œuf fécondé de *Rana* a sa symétrie bilatérale établie avant qu'il ne se segmente et que c'est elle qui dirige toute l'ontogénèse. Je ne relève cette erreur que pour mémoire, et je n'y reviendrai pas.

Quand, d'autre part, on examine ce qu'est la protogénèse pour ASSHETON, on aperçoit qu'elle se confond en réalité avec la gastrulation, en ce sens que c'est pendant la gastrulation que se formerait le substratum aux dépens duquel la tête s'édifiera. Celle-ci, au lieu d'être blastoporale comme je le crois, serait tout entière préblastoporale et se constituerait dans l'hémisphère supérieur de l'œuf, au-dessus du point où la lèvre craniale du blastopore fait sa première apparition. Quant à la deutérogénèse, elle résulterait d'un allongement d'ensemble de tout le pourtour du blastopore en direction opposée au pôle supérieur de l'œuf. ASSHETON (1), dans un de ces derniers travaux, a schématisé ces faits dans des figures auxquelles je renvoie le lecteur.

Si on se rappelle le résumé que j'ai donné plus haut de mes propres observations chez les Amphibiens, la cause des diver-

---

(1) R. ASSHETON. *Loc. cit.*, 1910.

gences entre Assheton et moi apparaîtra clairement : Assheton n'a pas reconnu le clivage gastruléen, la transformation progressive, *dans un sens bien déterminé*, du blastopore virtuel en un blastopore réel, et le mouvement d'abaissement et de concrescence des lèvres de ce dernier, au fur et à mesure qu'elles se soulevaient. Or, cet ensemble de processus ne peut-être englobé dans la gastrulation ; il fait pourtant partie de la protogénèse, puisqu'il met en place les matériaux aux dépens desquels se constituera la tête. Assheton n'a pas tenu compte du fait, établi cependant par O. Hertwig (1) et bien d'autres, moi-même y compris, que chez les Amphibiens, au moment où le blastopore est devenu circulaire, il s'est déjà en grande partie fermé ; je crois inutile de répéter ici, une fois de plus, les arguments que j'ai longuement développés ailleurs, sur la nécessité de considérer la gastrulation et la fermeture du blastopore comme deux processus distincts, consécutifs et de signification morphologique différente.

Une preuve que telles sont les causes du désaccord entre Assheton et moi, est que j'interprête très facilement, dans ma manière de voir, les résultats des marques par des poils de martre (sable-hair) qu'il a figurés dans son travail de 1905 (2). Ainsi, par exemple, dans l'expérience à laquelle se rapporte sa figure 1, le poil a été introduit à 0,5 mm. au-dessus de la lèvre craniale du blastopore, un peu après qu'elle s'est soulevée ; un peu plus tard (fig. 1, B.) on le retrouve légèrement en arrière du repli cérébral transverse. Si le lecteur veut bien comparer avec les figures 40 et 47 (Pl. IV) de mon travail de 1902 (3), il constatera que ce résultat confirme de façon tout à fait heureuse ma propre manière de voir. Et si, sur l'embryon complètement développé que reproduit la fig. 1. C d'Assheton, la marque se retrouve juste derrière la vésicule

---

(1) O. Hertwig. V. spécialement : Urmund und Spina bifida. *Arch. mikr. Anat.* Bd. 39, 1892.

(2) R. Assheton. *Loc. cit. Anat. Anz.*, 1905.

(3) A. Brachet. *Loc. cit. Arch. Biol.*, v. XIX.

auditive, l'explication en reste simple si l'on tient compte des déplacements inévitables dûs à l'accroissement *interstitiel*, sur lesquels Assheton n'a pas porté son attention.

Ce que je viens de dire de la 1er expérience s'applique aussi à toutes celles qui sont décrites dans ce travail.

D'ailleurs, il faut être très prudent dans l'interprétation des résultats obtenus par la méthode des « marques » ; il suffit de parcourir la bibliographie pour voir à quels résultats contradictoires elle a abouti. Le travail récent de Goodale (1) est, à cet égard, significatif. Le procédé d'Assheton, bien que fort judicieux et très élégant, n'échappe pas complètement à ces critiques.

Si j'ai longuement discuté les idées théoriques du savant embryologiste anglais, c'est parce qu'il y a entre nous, ainsi que je l'ai dit au début, des points de contact qui ne sont pas négligeables. Toutes réserves faites sur la nature intime et la signification morphologique des processus, il est évident que sa protogénèse répond aux deux étapes que j'appelle acrogénèse et céphalogénèse, sa deutérogénèse a la même valeur prospective que ma cormogénèse. Je suis au surplus complètement d'accord avec lui, pour dire qu'il s'agit là d'étapes qui se *succèdent* ontogénétiquement, comme elles l'ont fait, sans doute, phylogénétiquement.

Je serai bref dans l'examen des travaux de De Lange qui ont porté également sur un Amphibien : *Megalobatrachus maximus* Schlegel.

Le tableau de la page 512, qui résume clairement et complètement sa manière de voir, indique que sauf la subdivision, assez inutile, de la deutérogénèse en deux phases secondaires, son interprétation se rapproche sensiblement de celle d'Assheton ; elle est donc passible des mêmes objections et de quelques autres supplémentaires auxquelles je m'attacherai exclusivement.

---

(1) H.-D. Goodale. The early development of Spelerpes bilineatus (Green). *Americ. Journ. of. Anat.*, t. 12, 1911-1912.

Il est certain, d'après l'examen des figures données par De Lange dans ses divers mémoires (1), que *Megalobatrachus* est un matériel difficile à préparer et à étudier ; comme l'auteur n'a pas disposé de nombreux stades, plusieurs de ses conclusions sont susceptibles de sérieuses critiques.

Il y a, pour De Lange, trois zones à considérer au point de vue de la formation du feuillet moyen. L'une tout antérieure, où se forme le mésoblaste prémandibulaire ou « primordial », lequel procède de l'endoblaste gastruléen : c'est là un trait commun à tous les Vertébrés ; il n'y a rien à objecter, et les différences ne portent que sur des détails. Dans une seconde zone qui occupe la partie du corps où se fera la céphalogénèse (v. le tableau page 512), le mésoblaste et la chorde s'édifieraient suivant un processus assez compliqué et que je ne pourrai décrire que quand j'aurai dit comment ils se constituent dans la troisième zone, qui correspond au tronc. Ici, il se forme une plaque dorsale analogue à celle que Brauer a observée chez les Gymnophiones, et qui aurait, pour De Lange, la même origine et la même destinée ; c'est à dire qu'elle provient de l'invagination de cellules épiblastiques au niveau du blastopore, et se transforme entièrement et exclusivement en chorde et mésoblaste. J'ai déjà déclaré plus haut que je n'ai jamais mis en doute l'image microscopique que donne la soi-disant plaque dorsale, et que je ne m'écarte de Brauer, comme de Lwoff, de Semon, de Götte et de De Lange, que par l'interprétation qu'il faut en donner ; j'y vois tout simplement la manifestation visible de l'intense activité qui règne dans la zone de croissance appositionnelle ; elle est caractéristique de la formation des organes axiaux dans le tronc. Aussi je note comme étant une confirmation de mon opinion, que c'est dans la région qu'il appelle « somatogénétique », que De Lange la trouve dans toute sa pureté. Reste enfin la zone intermédiaire, céphalogénétique. De Lange admet

---

(1) D. De Lange Jr. *Loc. cit.*, 1907, 1912 et 1913.

que là, la plaque dorsale en se prolongeant et s'étalant d'arrière en avant, vient se souder à la voûte archentérique formée par l'endoblaste gastruléen, et que les éléments des deux couches se mélangent en une voûte archentérique mixte. Plus tard, la chorde, le mésoblaste et l'hypoblaste définitif se délimitent de nouveau dans cette voûte mixte, et il est naturellement impossible de savoir si dans cette délimitation, chacun des deux éléments a repris son individualité.

Les figures par lesquelles l'auteur illustre ces processus compliqués ne sont aucunement démonstratives; je les trouve au contraire tout à fait semblables à celles que j'ai données en 1902 en décrivant la même région chez les embryons d'Axolotl, et elles sont par conséquent susceptibles de l'interprétation qu'elles m'ont permis d'exposer alors. En réalité, De Lange est parti de l'idée que la chorde et le mésoblaste, étant ectoblastiques dans le tronc, devaient l'être aussi dans la tête ; d'où la nécessité d'admettre l'existence de la plaque dorsale, là même où on ne la voit pas. Nous avons constaté plus haut que Marcus a surmonté la même difficulté en distinguant une entochorda et une ectochorda.

Cette difficulté n'est qu'apparente, parce que la plaque dorsale n'est pas ectoblastique, mais bien *blastoporale*, ce qui est tout autre chose. Dès lors, il y a à retenir de la description même de De Lange cette notion, qu'il existe dans l'embryon de *Megalobatrachus* trois zones correspondant assez exactement à l'acrogénèse, à la céphalogénèse et à la cormogénèse, caractérisées par l'allure spéciale qu'y affecte le développement du mésoblaste dans toutes les trois, et de la chorde dans les deux dernières.

Il est devenu maintenant fort aisé de situer exactement, dans ce débat, la manière de voir d'Hubrecht. Il est évident (v. le tableau page 512) que ce que Hubrecht appelle céphalogénèse est exactement mon acrogénèse. *Dans ses derniers travaux*, en effet, il dit expressément qu'au devant du nœud

protochordal, dans la région du blastoderme qui procède exclusivement du clivage gastruléen, il ne se forme que les régions olfactive et optique de l'embryon. Sa « plaque protochordale », devrait donc être appelée préchordale, puisque, dans ces conditions, elle ne peut donner que le mésoblaste prémandibulaire et *rien de la chorde* (1). Dès lors, il est clair que le mot de céphalogénèse, appliqué à cette étape du développement, est défectueux, car il postule que la tête primordiale est exclusivement ce que HATSCHEK appelle l'acromérite ; et c'est complètement erroné. Je sais bien que HUBRECHT en réunissant dans la « notogénèse » la formation de la partie chordale du corps, suppose par là même que, phylogénétiquement, cette partie d'abord uniforme, s'est secondairement différenciée en tête et tronc. Mais il ressort de tout ce que j'ai dit plus haut, et des constatations d'ASSHETON comme des miennes, que les données ontogénétiques infirment complètement cette supposition ; celle-ci n'est plus, en conséquence, qu'une vue *a priori* purement spéculative et qui ne repose sur aucun fait d'observation.

Ces réserves faites, il reste entre HUBRECHT et moi, des points de contact importants. Pour tous deux, à l'acrogénèse, c'est à dire à la gastrulation, *succède* une fermeture dans le sens cranio-caudal des lèvres du blastopore et un accroissement ultérieur de la partie du dos ainsi formée. (Céphalogénèse + cormogénèse = Notogenèse.) HUBRECHT, dont les études ont porté sur les Mammifères, ne pouvait pas arriver aux précisions que permet l'embryologie des Amphibiens. Ici, en effet, l'évolution et la destinée du blastopore sont des faits visibles et constatables ; chez les Mammifères, on ne peut conclure à l'homologie des processus que par l'identité des résultats ; aussi la recherche offre-t-elle plus de difficultés avec moins de certitude.

---

(1) C'est, je crois, dans ce sens que l'on doit sortir du dilemme dans lequel ASSHETON, dans son travail de critique des théories d'HUBRECHT (*loc. cit.* 1910), avait enfermé cet auteur. A la vérité, HUBRECHT, dans ses premiers travaux, dérivait une partie de la chorde de la plaque protochordale, et depuis, il n'a jamais dit clairement s'il s'était trompé.

Malgré la longueur un peu inusitée de cette introduction, je n'y ai rappelé que les faits et les idées indispensables à la clarté de l'exposé que j'aurai à faire dans le corps de ce travail. Bien des points obscurs ou encore controversés ont été laissés de côté, parce que leur discussion trouvera mieux sa place en d'autres endroits.

La question se pose maintenant de savoir si l'acrogénèse, la céphalogénèse et la cormogénèse sont vraiment l'expression d'une loi fondamentale et générale, dominant l'ontogénèse de tous les Craniotes, et dans l'affirmative, sous quelles modalités elle se révèle là où on a le plus de peine à la déceler, c'est à dire chez les Amniotes. Le présent travail va tenter d'y répondre, au moins dans une certaine mesure. En abordant l'embryologie des Amniotes à un point de vue spécial et bien déterminé, j'avais aussi l'espoir de dissiper beaucoup de malentendus et de confusions qui se répètent depuis de longues années, dans la plupart des travaux ayant trait à la formation des feuillets et des organes axiaux. Chez les Amphibiens, en effet, j'ai pu montrer que la plupart des divergences entre les auteurs provenaient de ce que les uns avaient étudié la zone céphalogénétique, les autres la zone cormogénétique, sans tenir compte, ou sans s'apercevoir même de l'existence de ces « zones ». Ces désaccords ont pour cause aussi la généralisation de conclusions qui n'étaient applicables qu'à la seule partie qu'ils avaient observée.

Parmi les Amniotes, j'ai choisi comme objet les Reptiles parce que leur ontogénèse est plus explicite que celles des Mammifères et surtout des Oiseaux ; et si je me suis adressé à un chélonien, c'est parce que les belles figures publiées par Mitsukuri indiquaient que les dispositions y sont claires et d'une étude facile.

J'ai rassemblé depuis plus de 7 ans, un matériel considérable de blastodermes et d'embryons de *Chrysemys marginata* (1), débités en coupes sagittales et transversales. Je n'en

(1) Je possède aussi bon nombre de blastodermes et d'embryons de *Chelydra serpentina*. Il n'y a pas de différence importante avec *Chrysemys*.

décrirai naturellement que les plus importants, ceux qui fixent un stade ; mais j'ai eu sous les yeux, en de nombreux exemplaires, tous les intermédiaires.

Il me paraît inutile de faire l'historique de la gastrulation et de la formation de l'embryon chez les Amniotes ; on l'a déjà fait souvent, et dans la suite de ce travail, j'aurai fréquemment l'occasion de comparer mes observations à celles de mes prédécesseurs et de les discuter.

PARTIE DESCRIPTIVE.

La segmentation, la formation des deux feuillets primaires et de la plaque primitive, tout comme celle du prolongement céphalique, sont bien connus chez les Reptiles. Je n'en donnerai pas une nouvelle description et je renvoie spécialement le lecteur aux excellents travaux de MITSUKURI (1) sur le développement de *Chelonia cacouana*, lequel est, à de multiples points de vue, identique à celui de *Chrysemys marginata*. Mon point de départ sera le stade dont les fig. 1 et 2 (pl. XVIII) représentent deux coupes sagittales.

Mais, avant tout, et pour éviter toute confusion, je crois utile de préciser les termes de nomenclature que j'adopterai. Avec WILL (2) et la majorité des auteurs, j'appellerai *plaque primitive* le point où, après le délamination des deux feuillets primaires, ceux-ci restent en continuité entre eux. La question tant discutée de savoir si elle est de l'ectoblaste ou de l'endoblaste (WILL), n'a pas d'importance au point de vue où je me place dans ce travail. Les deux feuillets primaires, je les désignerai sous le nom d'*ectoblaste* et d'*endoblaste vitellin*. Ce dernier correspond, dans l'embryologie des Mammifères, à la couche lécithophorale d'ED. VAN BENEDEN (2). Elle

---

(1) K. MITSUKURI. On the process of gastrulation in Chelonia. (Contributions to the embryology of Reptilia IV). *Journ. of Coll. of Sc. Imp. Univ. Tokyo,* t. VI. Part. IV, 1894.

(2) L. WILL. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko. (*Platydactylus facetanus* Schreib). *Zool. Jahrb. Abt.f. Anat. u. Ontog.* Bd. VI, 1893.

(3) ED. VAN BENEDEN. *Verhdl. d. anat. Gesellsch. Würzburg, 1888.* — *Anat. Anz.* Bd. XVI, 1899. — Recherches sur l'embryologie des Mammifères. I. De la segmentation, de la formation de la cavité blastodermique et de l'embryon didermique chez le Murin. *Arch. Biol.,* t. XXVI, 1911. Recherches sur l'embryologie des Mammifères. II. De la ligne primitive, du prolongement céphalique, de la notochorde et du mésoblaste chez le lapin et chez le Murin. *Arch. Biol.,* t. XXVII, 1912.

forme, dans l'embryon, la voûte de la cavité sous-germinale (cavité lécithophorale de VAN BENEDEN) cloisonnée encore, dans les jeunes stades, par des travées de cellules chargées de plaquettes vitellines.

De la plaque primitive part, s'engageant en avant entre l'ectoblaste et l'endoblaste vitellin, le *prolongement céphalique*. Il a reçu des noms divers, chez les Amniotes : ébauche archentérique (VAN BENEDEN); ébauche chordo-mésoblastique, nœud protochordal (HUBRECHT) ; saccule mésodermique (O. HERTWIG (1)), etc. Ces désignations ont le défaut d'avoir une valeur interprétative qui n'est, pour aucune d'entre elles, complètement exacte ; c'est pourquoi je préfère conserver le vieux nom de prolongement céphalique de la plaque primitive, qui n'a qu'une portée topographique, et convient très bien pour désigner une formation tout à fait cénogénétique, qui n'a d'équivalent parfait chez aucun anamniote. Pour des raisons qui se dégageront dans la suite, j'adopte le nom de *canal blastoporal*, pour la cavité qui se creuse dans le prolongement céphalique et s'ouvre secondairement dans le lécithocèle (canal notochordal de beaucoup d'auteurs). Son extrémité caudale, qui aboutit à l'extérieur au niveau de la plaque primitive, ne mérite le nom de *blastopore* que dans les jeunes stades, mais dès qu'une plaque médullaire s'est ébauchée, il me paraît plus convenable de l'appeler *canal neurentérique*.

Cette nomenclature ne vaut que pour les jeunes stades ; au fur et à mesure que j'avancerai, j'indiquerai les modifications qu'il y aura lieu d'y apporter.

Les fig. 1 et 2 (pl. XVIII) reproduisent deux coupes sagittales d'une blastoderme mesurant 1,90 mm. en longueur et 1,75 mm. en largeur ; ces mesures sont celles de l'écusson ectoblastique. Seize des coupes sagittales entament le blas-

---

(1) O. HERTWIG. *Loc. cit.*, 1903.

topore ; la fig. 2 étant la 9e d'entre elles, la coupe qu'elle représente est très exactement médiane.

L'ectoblaste est une bande de hautes cellules cylindriques, dont les noyaux sont disposés en une ou deux couches, et dont le protoplasme est abondamment pourvu de grains vitellins ; ceux-ci sont un peu plus volumineux dans la moitié antérieure de l'écusson embryonnaire. A son extrémité antérieure (craniale), l'ectoblaste s'amincit rapidement, et par transitions assez brusques, s'aplatit en passant dans la région extraembryonnaire de l'œuf. Au niveau du blastopore l'ectoblaste se réfléchit dans la couche interne, en s'épaississant un peu. Partout on trouve de nombreuses cellules en mitose ; elles siègent toujours, le fait est bien connu, au voisinage de la surface externe.

L'endoblaste — dénomination générale pour le feuillet interne de l'embryon didermique — est sur la fig. 2, très différent dans les parties craniale, moyenne et caudale de l'écusson. Au niveau du blastopore et un peu en avant de lui, il est très semblable à l'ectoblaste dans lequel il se continue ; il est seulement plus épais, les noyaux sont stratifiés en deux ou trois couches ; les cellules sont aussi un peu plus lâchement unies. Puis rapidement, ce relâchement s'accentue au fur et à mesure que l'on s'éloigne du blastopore ; des espaces irréguliers, de plus en plus grands et de plus en plus nombreux, apparaissent entre les cellules, qui s'allongent et se disposent en traînées pour délimiter ces espaces. Toutefois partout il en persiste une couche continue, aplatie, formant la voûte de la cavité sous-germinale. Cet aspect *vacuolaire* de l'endoblaste, acquiert son maximum dans la partie moyenne de l'écusson embryonnaire (fig. 2.) Les mitoses, assez rares, siègent en général près de la cavité sous-germinale ; enfin toutes les cellules sont chargées de grains vitellins. MITSUKURI, chez d'autres Chéloniens, a donné des figures tout à fait analogues à celle que je viens de décrire.

Dans la moitié antérieure ou craniale de l'écusson, après

que les lacunes ont atteint un développement maximum, elles disparaissent ; l'endoblaste s'amincit, se réduit à deux couches cellulaires, bientôt étalées en une seule, formée d'éléments cubiques, riches en grosses plaquettes vitellines ; elle se poursuit dans le 1 /5 cranial environ et se continue dans l'endoblaste extraembryonnaire.

Enfin, pour achever la description de cette coupe, je noterai que la plaque primitive, formée de traînées cellulaires anastomosées en réseau, s'avance comme une sorte de talon à partir du blastopore et constitue une paroi inférieure à un *canal blastoporal* encore fort étendu dans le sens caudo-cranial.

La fig. 1 est la 22e coupe à gauche de la fig. 2 ; elle est donc en dehors du blastopore. Elle ne retiendra notre attention que par un seul détail, qui s'y constate fort clairement. Tout en arrière, dans la région de la lèvre blastoporale latérale, qui commence à s'indiquer par une légère dépression superficielle, l'ectoblaste s'épaissit sur une courte étendue et se prolonge en une masse assez compacte de cellules, tranchant bien sur l'endoblaste lacunaire sous-jacent, avec lequel, toutefois, elle est en continuité. Cette masse, dont l'aspect trahit l'origine essentiellement ectoblastique, se prolonge en avant et en arrière en de courtes languettes, dont la première se termine librement en pointe. La comparaison des figures 1 et 2 indique que cette extrémité ne dépasse pas la lèvre crâniale du blastopore, et l'examen de la série des coupes montre d'ailleurs qu'elle s'y continue. Enfin en dehors de la coupe fig. 2, l'amas en question se termine aussi par une petite languette, isolée à la fois de l'ectoblaste et de l'endoblaste sous-jacent. On aura déjà reconnu là la première ébauche d'un mésoblaste péristomal véritable, c'est à dire naissant des parties latérales du blastopore, et *dans la formation duquel l'ectoblaste joue le rôle prépondérant.*

L'autre moitié du blastodisque est identique à celle que je viens de décrire.

On retrouve cette bande mésoblastique, bien délimitée, sur

la fig. 3 qui provient d'un blastoderme un peu plus âgé. Elle est bien isolée de l'ectoblaste, mais l'est beaucoup moins de l'endoblaste sous-jacent. Suivie sur des coupes successivement plus rapprochées du plan médian, elle se remet en continuité avec l'ectoblaste (fig. 4). Son aspect compact permet cependant encore, sur cette figure 4, d'en donner approximativement les limites, et l'on voit notamment qu'elle a gagné en épaisseur sans s'allonger notablement. Enfin, l'examen comparatif des figures 1 et 4, révèle la nature exclusivement péristomale de cette bande mésoblastique. En effet, si l'on superpose les figures 3, 4 et 5, qui sont prises dans le même blastoderme, on voit que l'extrémité craniale de la partie isolée de ce mésoblaste atteint, mais sans le dépasser, le point où le canal blastoporal vient s'ouvrir à l'extérieur.

Les détails que je viens de décrire sont bien connus, et STRAHL [1], notamment, les a signalés depuis longtemps ; mais j'ai voulu — c'est important pour la suite de ce travail, — préciser à ce stade la topographie exacte des parties, déjà délimitées, du mésoblaste péristomal.

Si, maintenant, on compare les figures 2 et 5 (pl. XVIII), qui passent toutes deux par le milieu du canal blastoporal, chez deux embryons d'âge un peu différent, on constate que le blastoderme fig. 5, qui est cependant le plus âgé, est de près de 1 /5 plus court que le précédent ; la même réduction s'observe dans le sens de la largeur, laquelle n'est plus guère que de 1,5 mm. Ces différences ne rentrent nullement dans le cadre des variations individuelles, qui sont nombreuses chez les Reptiles (cf. notamment K. PETER [2]). Outre que l'abondance de mon matériel et la sériation rigoureuse des stades

---

(1) H. STRAHL. Voir spécialement : Ueber Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. *Abhdl. d. Senkenberg. Naturforsch. Gesell.* 1884.

(2) K. PETER. Einiges über die Gastrulation der Eidechsen. Sechste Mitteilung zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 63, 1904.

me permet déjà d'exclure ce facteur, la diminution de la surface des écussons embryonnaires s'accentuera encore pendant une série de stades. Elle est d'ailleurs bien connue, et se voit très bien sur toutes les bonnes figures d'ensemble qui ont été publiées : notamment celles de MITSUKURI (1) et de BALLOWITZ (2) ; elle a même fait l'objet d'une étude spéciale de la part de STRAHL (3), et, plus récemment, de PETER (4). L'examen détaillé de l'ectoblaste et de l'endoblaste va nous permettre d'en saisir la cause.

Sur la figure 5, l'ectoblaste n'est pas plus épais que sur la figure 2, mais il est visible que les cellules sont plus nombreuses, un peu plus étroites, plus régulièrement rangées en un haut épithélium cylindrique.

Dans l'endoblaste, les différences sont d'une interprétation plus aisée encore ; il s'y est incontestablement produit un tassement, une concentration en une direction bien déterminée. C'est surtout évident dans la partie moyenne qui était, au stade précédent, creusée de larges vacuoles. Celles-ci existent encore, mais elles sont plus petites ; les cellules sont plus nombreuses et le feuillet s'est légèrement épaissi. Cet aspect s'exagère rapidement d'avant en arrière, et à une distance notable du blastopore, l'endoblaste devient presque compact ; les cellules tendent à se ranger en un vague épithélium stratifié, et cet arrangement est complet au point de réflexion dans l'ectoblaste.

---

(1) K. MITSUKURI. *Loc. cit.*, 1894. Et aussi : On the fate of the blastopore, the relation of the primitive streak, and the formation of the posterior end of the embryo of Chelonia, together with remarks on the nature of meroblastic ova in Vertebrates. *Journ. of Coll. of Sc. Imp. Univ. Tokyo*, t. X. Part. 1, 1896.

(2) E. BALLOWITZ. Die Gastrulation bei der Ringelnatter. (*Tropidonotrix natrix* Boie) bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. *Zeitsch. wissensch. Zool.* Bd. 70, 1901. — Die Gastrulation bei der Blindschleiche. *Zeitsch. wissensch. Zool.* Bd. 83, 1905.

(3) H. STRAHL. *Loc. cit.*

(4) K. PETER. *Loc. cit.*

Notons enfin que le canal blastoporal est plus court que sur la figure 2 ; le talon qui, provenant des couches profondes de la plaque primitive, constitue son plancher, se termine maintenant par un bord émoussé.

Je crois pouvoir conclure de ces faits, que la suite du développement confirmera encore, que la réduction en surface de l'écusson embryonnaire, tant dans l'ectoblaste que dans l'endoblaste vacuolaire, est due à un mouvement de concentration qui s'est produit à la fois dans le sens cranio-caudal et dans le sens transversal, le blastopore restant fixe ou à peu près.

Telle n'est pas cependant l'opinion de STRAHL ni de K. PETER, qui sont tous deux d'avis qu'il se produit un aplatissement des parties périphériques de la plaque ectoblastique. Les faits observés chez *Chrysermys* contredisent cette manière de voir ; on le verra bien mieux encore par la suite.

Je n'ai décrit jusqu'à présent que des coupes sagittales, mais pour se représenter complètement les stades auxquels elles se rapportent, il est nécessaire d'en étudier une série de coupes transversales.

Les figures 6 à 9 (pl. XVIII) en reproduisent quatre, provenant d'un embryon un peu plus jeune que celui que j'ai décrit en premier lieu ; les figures 10 à 13 en sont quatre autres, prises dans un blastoderme identique à celui qui a fourni les figures 1 et 2 ; enfin les figures 14 à 18 représentent cinq coupes d'un embryon un peu plus âgé que celui dont les figures 3, 4 et 5 donnent des coupes sagittales

Les figures 6 à 13 montrent bien l'extrême étendue de l'ectoblaste à ce stade ; le blastocyste est aussi large que long. En revanche, l'endoblaste vacuolaire est réduit à une bande médiane qui, même là où elle est la plus développée en surface, siège exclusivement sous la partie moyenne de l'écusson ectoblastique. On y remarque, en outre, certains détails importants sur lesquels il est nécessaire d'insister.

La figure 6 est la 90e coupe [1] en arrière de celle que l'on

---

[1] *N. B.* Tous les embryons décrits dans ce travail ont été débités en coupes sériées de 1/100 de mm. d'épaisseur.

peut considérer — un peu arbitrairement, bien entendu — comme étant la première entamant l'extrémité antérieure de l'écusson ectoblastique, et elle est le 60e (environ), où l'endoblaste ait pris l'aspect vacuolaire. Il existe donc, au pourtour antérieur (cranial) du blastoderme, une zone, de 0,30 mm. d'étendue à peu près, où l'endoblaste est formé d'une couche de cellules cubiques ou aplaties, richement chargées de grains vitellins (comparer avec la fig. 2). Dans toutes les coupes analogues à la figure 6, l'endoblaste n'a cette constitution que dans deux larges bandes situées à droite et à gauche de la région vacuolaire. Cet endoblaste, que j'appellerai dès maintenant *endoblaste vitellin*, forme donc une plaque en fer à cheval, occupant la périphérie du blastodisque, et encadrant l'endoblaste vacuolaire. Celui-ci a l'aspect qui nous est connu par l'étude des coupes sagittales. Sa couche profonde, qui limite la cavité sous-germinale, continue et régulière vers le bas, participe, vers le haut, à la formation des travées cellulaires qui circonscrivent les vacuoles.

La figure 7 est la 13e coupe en arrière de la figure 6. L'intérêt qu'elle offre réside dans ce fait, que la face inférieure de l'endoblaste lacunaire est déprimée en une large gouttière, dont les lèvres, larges et épaisses, sont immédiatement en dedans du point où les deux parties de l'endoblaste embryonnaire se continuent l'une dans l'autre. Une disposition analogue existait déjà sur les 7 ou 8 coupes précédentes.

Sur la figure 8, qui passe 7 coupes plus en arrière, ces lèvres, plus saillantes, plus rapprochées l'une de l'autre et effilées, délimitent deux petits culs-de-sac. Dans le plan médian, l'endoblaste lacunaire s'est tassé, les cellules s'orientent en travées plus régulières. Enfin 12 coupes plus loin encore (fig. 9), les lèvres sont soudées, et le canal blastoporal se ferme.

Il ressort de cette description, que les parties latérales de l'endoblaste vacuolaire des figures 7 et 8, résultent du déploiement des deux moitiés du plancher du canal blastoporal, qui, aux stades plus jeunes, était beaucoup plus long qu'il ne l'est actuellement.

S'il persistait encore un doute sur la réalité de ce déploiement, l'examen des figures 10 et 11, provenant d'un autre blastoderme, le dissiperait.

Dans la figure 10, la lame de cellules plates qui forme le plancher du canal blastoporal, n'est autre chose qu'une traînée d'endoblaste vitellin qui a persisté après l'étalement de la paroi ventrale du canal. On la retrouve sur plusieurs coupes en avant de celle qui a été figurée, mais elle ne tarde pas à disparaître après s'être fragmentée.

Je signalerai encore sur cet embryon quelques détails intéressants. La figure 12 passe 15 coupes en arrière de la figure 11. La voûte de canal blastoporal est épaisse et compacte, les lacunes y sont presque disparues, et les cellules se rangent assez régulièrement en un épithélium cylindrique stratifié. La condensation cellulaire est moins forte au plancher. Cette coupe passe à une courte distance en avant du blastopore ; 7 coupes en arrière d'elles, l'ectoblaste et l'endoblaste se soudent, et 9 coupes plus loin encore (fig. 13), le canal s'ouvre à l'extérieur au fond d'une large gouttière. Sur chaque versant de cette gouttière, l'ectoblaste s'épaissit en s'unissant à l'endoblaste sous-jacent et ces épaississements se prolongent en deux bandes, qui s'insinuent librement en dehors, entre les deux feuillets primaires : ce sont les ébauches du mésoblaste péristomal dont il a été question plus haut ; la comparaison des figures 13, 12 et 11 permet de constater, comme le faisaient prévoir les coupes sagittales, qu'elles n'existent que sur les côtés du fer à cheval blastoporal et ne s'étendent pas ou à peine en avant de lui.

Il résulte de cette description, que lorsque le canal blastoporal s'ouvre dans la cavité sous-germinale, les moitiés droite et gauche de son plancher se déploient et, se plaçant dans la continuité de la voûte, forment avec elle, ce que j'ai appelé jusqu'ici la bande d'endoblaste lacunaire. Ce ne sont là, il est vrai, que des précisions nouvelles à des faits déjà connus.

Les auteurs qui ont étudié la gastrulation chez les Reptiles et par conséquent des stades plus jeunes que ceux dont il est question ici, (Strahl, Wenkebach, Mitsukuri, Mehnert, Will, O. Hertwig, Peter, etc.) (1), ont décrit depuis longtemps l'invagination du prolongement céphalique de la plaque primitive, la formation du canal blastoporal, et son ouverture dans la cavité sous-germinale ; les détails de ces processus, qui peuvent d'ailleurs varier selon les espèces que l'on étudie, importent peu au point de vue que j'envisage ici, et leur interprétation sera discutée plus loin. Ce qui pour moi est essentiel, c'est que, d'accord avec la plupart de ces auteurs, et spécialement avec Mitsukuri, le plancher de ce canal ne se résorbe pas, mais s'étale sur le prolongement de la voûte, et que l'endoblaste vitellin, qui lors de sa formation lui était sous-jacent, disparaît tôt (fig. 8) ou tard (fig. 10) et s'arrête finalement le long des bords latéraux de la bande d'endoblaste vacuolaire.

Mais ici se pose une question très importante. L'endoblaste vitellin disposé, comme je l'ai dit plus haut, en une large bande en fer à cheval occupant, à partir du blastopore, la périphérie de l'écusson embryonnaire, résulte simplement du clivage qui s'est produit après la segmentation et l'a isolé de l'ectoblaste. Avec Hubrecht et Keibel (2), je considère ce clivage comme constituant la gastrulation toute entière des Amniotes, et cet endoblaste est donc gastruléen. L'endoblaste vacuolaire qui occupe, sur une très grande étendue, le milieu de l'écusson, se distingue du premier par sa structure, et nous venons de donner la preuve que toute sa partie postérieure procède exclusivement du prolongement céphalique. En est-il de même de sa partie antérieure ? Dans l'affirmative, il constituerait une formation morphologiquement univoque,

---

(1) Voir plus loin, au chapitre des conclusions générales, l'indication bibliographique de tous ces travaux.

(2) F. Keibel. V. spécialement : Zur Gastrulationsfrage. *Anat. Anz.* XXVI, 1905.

dont il serait très important de connaître la destinée. Or, jusqu'à présent, la littérature ne donne pas de réponse précise à cette question. Je dois donc chercher à combler cette lacune, car, on le verra bien par la suite, nous sommes véritablement ici à l'un des nœuds du problème de la céphalogénèse et de la cormogénèse.

L'embryon d'où proviennent les figures 10 à 13, et que j'ai choisi parmi plusieurs autres semblables, est des plus instructifs à cet égard.

Il mesure en longueur, jusqu'à l'orifice blastoporal, 1,60 mm. environ. Or, il y a 0,5 mm. entre le pourtour antérieur de l'écusson ectoblastique et les premières coupes où l'endoblaste prend un aspect vacuolaire caractéristique. Dans ces 50 μ, il n'y a que de l'endoblaste vitellin à cellules cubiques ou allongées, vaguement disposées, par places, en deux ou trois couches, et toujours reconnaissables à l'abondance des grains vitellins qu'elles contiennent. Dans tout le reste de l'embryon, soit sur 1,1 mm., la partie médiane de l'endoblaste est vacuolaire. Entre les premières coupes où il apparaît et la figure 10, il y a 0,55 mm. environ; seulement sur les 35 coupes qui précèdent cette figure, c'est à dire sur près des 2/3 de cette zone, on retrouve des débris plus ou moins abondants de la lamelle cellulaire qui constitue le plancher du canal blastoporal, et l'endoblaste vacuolaire est légèrement déprimé en gouttière.

En résumé, sur les 110 coupes qui entament l'endoblaste vacuolaire, des vestiges du plancher du canal blastoporal ne font défaut que sur les 15 ou 20 premières. *J'estime que ces données suffisent à justifier la conclusion que l'endoblaste vacuolaire tout entier procède des parois du canal blastoporal.* Il diffère donc, jusqu'à son extrémité antérieure, de l'endoblaste vitellin, tant par sa structure que par son origine.

Nous verrons bientôt que sa destinée est toute autre également, et pour pouvoir dès maintenant lui donner un nom plus précis, indiquant plus qu'un aspect histologique, je dirai qu'il subira, dans l'ontogénèse de *Chrysemys*, des

différenciations analogues à celles de la voûte deutentérique des Amphibiens : au terme d'endoblaste vacuolaire, je substituerai donc celui d'*endoblaste céphalique.*

J'ai déjà noté, en décrivant les figures 4 et 5, un tassement des feuillets dans le sens transversal et dans le sens cranio-caudal, affectant principalement l'ectoblaste. Dans la suite, la réduction en surface de l'écusson ectoblastique s'accentue encore, jusqu'à la délimitation des plaques médullaires. Ce fait est bien connu, mais il s'accompagne de changements importants dans l'endoblaste, qui, eux, n'ont guère retenu jusqu'ici l'attention des chercheurs.

Ils sont très évidents chez un embryon dont cinq coupes transversales sont représentées dans les figures 14 à 18 (pl. XVIII) ; leur grossissement est le même que celui des coupes précédentes et elles sont numérotées dans le sens cranio-caudal.

L'écusson ectoblastique de ce blastoderme mesure en longueur, de l'extrémité antérieure jusqu'à l'orifice blastoporal, 1,30 à 1,35 mm. Il est donc notablement plus court que ceux que j'ai décrits jusqu'ici. Il est aussi beaucoup moins large, comme on le constate par la comparaison des figures 6 à 13, et même son diamètre transversal est plus court que son diamètre longitudinal.

La cause de cette réduction en surface me semble résider, sans aucun doute, dans la persistance du mouvement de concentration dont nous avons déjà observé le début, et on en a la preuve sur les figures. Toutes ont été excutées avec une exactitude scrupuleuse ; tous les noyaux sont reproduits et situés à leur place. Or l'ectoblaste, dans les figures 14 à 18, est manifestement plus épais que dans les figures 6 à 13 ; il est plus stratifié et surtout les cellules sont plus étroites et plus serrées les unes contres les autres en un feuillet compact.

Mais il y a aussi des changements caractéristiques dans l'endoblaste. La figure 14 est la 40e coupe qui entame l'écusson embryonnaire ; on y retrouve l'endoblaste céphalique encore creusé de vacuoles irrégulières, mais très différent cependant de ce qu'il est sur la figure 6, qui reproduit un endroit analogue à un stade plus jeune. Dans le plan médian les cellules se rapprochent en formant une sorte de nœud, et même, vers la cavité sous-germinale, elles commencent à s'orienter en un épithelium cylindrique. A droite et à gauche de ce nœud, la structure redevient vacuolaire, mais les lacunes sont moins grandes. En somme, les cellules de l'endoblaste céphalique se sont tassées, elles aussi ; en devenant plus compact, l'endoblaste céphalique s'est un peu aminci et c'est d'autant plus manifeste, que la prolifération cellulaire n'a pas été suffisante pour compenser la réduction de volume produite par ce tassement.

Le long de ses bords, l'endoblaste céphalique, dans la fig. 14, se continue sans limite bien nette dans une bande d'endoblaste vitellin, beaucoup plus étroite qu'antérieurement. Il se comporte de même d'ailleurs à son extrémité antérieure. En effet, si l'on suit la série des coupes d'arrière en avant, on voit le nœud central s'effacer progressivement, l'aspect redevenir plus lâchement vacuolaire et au bout de 0,20 mm. environ, l'endoblaste céphalique fait place à l'endoblaste vitellin, constitué comme auparavant de cellules cubiques ou fusiformes, chargées de grosses plaquettes vitellines, d'abord superposées en deux ou trois couches, puis bientôt rangées en une seule. Cette bande antérieure d'endoblaste céphalique ne mesure plus guère, maintenant, que 0,20 mm.

En arrière (caudalement) de la figure 14, on constate bientôt que sous l'ectoblaste embryonnaire, il n'y a plus guère que de l'endoblaste céphalique. Il en est déjà ainsi dans la figure 15, qui est la 17e coupe après la figure 14. L'ectoblaste, dans son mouvement de concentration, a glissé sur les bandes latérales d'endoblaste vitellin et les a exclues pour ainsi dire

complètement de l'embryon proprement dit. Il semble, en outre, en s'épaississant, avoir écrasé sous lui l'endoblaste céphalique, qui est largement étalé dans le sens transversal.

Au milieu de l'endoblaste céphalique, le nœud que nous avons déjà observé sur la figure 14 devient beaucoup plus apparent dès la figure 15; les cellules cylindriques ou fusiformes qui le composent sont là très lâchement unies ; la petite rainure sur sa face inférieure n'a pas d'importance spéciale : elle est tout à fait inconstante. Je désignerai dès maintenant ce nœud sous le nom de *plaque chordale* ; celle-ci se continue, par transitions, dans les parties latérales de l'endoblaste céphalique. Là aussi les vacuoles ont disparu ; les cellules, rapprochées les unes des autres, commencent à s'orienter perpendiculairement aux deux faces du feuillet et à ébaucher un épithélium cylindrique, dont les noyaux sont stratifiés en deux ou trois couches.

Sur la figure 15, et même déjà un peu en avant d'elle, la face inférieure de l'endoblaste céphalique est légèrement concave, déprimée en une gouttière peu profonde délimitée par deux bourrelets se continuant en dehors dans l'endoblaste vitellin, devenu extraembryonnaire. Nous connaissons déjà ces dispositions pour les avoir notées sur les figures 7 et 8. Je donnerai, dans la suite, aux bourrelets qui les caractérisent, le nom de *bourrelets lécitho-entériques*, suivant ainsi, et *pour les mêmes raisons que lui*, le nomenclature proposée par Ed. van Beneden (1).

Ces dispositions persistent sans changement sur un bon nombre de coupes, puis les bourrelets lécitho-entériques s'épaississent, deviennent plus saillants, et 0,36 mm. en arrière de la figure 15, l'aspect est tel que je l'ai reproduit dans la figure 16. La plaque chordale tranche nettement, grâce aux caractères que nous lui avons déjà reconnus, mais qui sont ici plus accentués. Latéralement, l'endoblaste

---

(1) Ed. van Beneden. *Loc. cit.*, 1912.

céphalique est épaissi et fort vacuolisé. Non loin des bourrelets lécitho-entériques, on remarque, à droite et à gauche, que quelques cellules des couches supérieures de l'endoblaste, tendent à se détacher du reste et forment deux courtes bandelettes bientôt terminées en pointe. *C'est le début, dans cette région, de la formation du mésoblaste.*

Sur les coupes suivantes, les bourrelets lécitho-entériques se rapprochent, puis se soudent pour reconstituer le plancher du canal blastoporal. La figure 17, qui est la 23e coupe après la figure 16, est la deuxième où cette soudure s'est produite ; 18 coupes en arrière d'elle, le canal blastoporal s'ouvre à l'extérieur. Pour juger de l'importance des modifications produites, il faut la comparer avec la figure 12.

Le canal blastoporal est large, triangulaire à la coupe ; sa voûte, épaisse et presque aussi compacte que l'ectoblaste sus-jacent, est sur le prolongement direct de la plaque chordale des régions plus craniales. Du point de continuité de cette voûte avec les parois latérales du canal, partent deux bandes mésoblastiques, droite et gauche, relativement épaisses à leur origine, et qui se terminent en pointe un peu en dehors des limites de l'ectoblaste embryonnaire. Les cellules mésoblastiques sont serrées les unes contre les autres et remplies de fins grains vitellins. Les parois latérales et le plancher du canal blastoporal sont épais, leur structure vacuolaire augmente au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la lumière du canal. Partout, dans ces régions, jusqu'au blastopore, les mitoses sont très nombreuses et on peut en conclure que l'épaississement de l'endoblaste est dû, en bonne partie, à cette active prolifération cellulaire. Mais dès que la série des coupes transversales a dépassé l'ouverture extérieure du canal notochordal, et qu'elles entament les lèvres latérales du blastopore [1], l'endoblaste s'amincit, et les

---

(1) Mitsukuri. *Loc. cit.* 1896, a donné d'excellentes figures de l'aspect du blastopore des Chéloniens aux différents stades dont il est question dans ce travail. J'y renvoie le lecteur.

indices d'activité mitosique diminuent. La figure 18 en est la preuve ; elle est la 30e coupe en arrière de la figure 17 et la 12e en arrière de la lèvre craniale du blastopore. Entre les deux encoches au niveau desquelles l'ectoblaste s'infléchit, on aperçoit ce qui reste de la plaque primitive : le bouchon vitellin de MITSUKURI. Le mésoblaste péristomal (comp. avec la fig. 13) a acquis un développement beaucoup plus grand, tant en largeur qu'en épaisseur, mais il a conservé ses connexions primitives. Il a été décrit par tous les auteurs qui ont étudié l'embryologie des Reptiles ; il est donc superflu d'insister sur ses dispositions.

Résumé et Conclusions. — Avant de poursuivre, un bref résumé des faits acquis jusqu'ici ne sera pas inutile.

1°) Dans la période du développement qui a été envisagée, l'écusson ectoblastique s'est raccourci et surtout rétréci, par un mouvement de concentration qu'ont opéré ses éléments cellulaires. Ce mouvement se produit dans le sens craniocaudal et vers le plar médian. En se rétractant, l'ectoblaste a glissé à la surface de l'endoblaste vitellin sans l'entraîner, et l'a ainsi exclu en grande partie de l'aire embryonnaire ; il n'en persiste une bande quelque peu étendue, que suivant une zone en croissant entourant l'extrémité antérieure de l'endoblaste céphalique.

2°) Il s'ensuit que *l'endoblaste céphalique* (vacuolaire) *forme, dès lors, la très grande majorité de l'endoblaste embryonnaire.* Mais il a subi, lui aussi, des modifications *qui ont débuté au niveau ou au voisinage immédiat du blastopore, pour s'étendre à partir de là d'arrière en avant* (comp. fig. 14 à 17).

Ces modifications consistent essentiellement : *a*) dans l'apparition d'une plaque chordale bien distincte en arrière, s'effaçant en avant, et, sur ses côtés, dans un remaniement de l'orientation des trabécules cellulaires, qui resserre les mailles du réseau. *b*) dans le début de la formation d'un

mésoblaste qu'en raison de sa *topographie* on peut qualifier de gastral. Au dernier stade décrit, il n'existe encore que dans la partie de l'endoblaste céphalique proche du blastopore, et en arrière il se continue dans un mésoblaste topographiquement péristomal, beaucoup plus précoce. Le développement de ce mésoblaste gastral s'atténue rapidement d'arrière en avant.

L'endoblaste céphalique qui résulte du déploiement du canal blastoporal (canal archentérique, canal du prolongement céphalique, etc.), a encore, sur le blastoderme décrit en dernier lieu, une étendue en longueur de 1,10 mm., c'est à dire qu'elle est la même qu'aux stades plus jeunes. Mais cette mesure demande peut-être une correction, car :

3°) Juste au devant du bord crânial du blastopore et le long des parties immédiatement voisines de ses bords latéraux, l'endoblaste montre les signes d'une activité proliferatrice beaucoup plus grande que partout ailleurs. *Une zone de croissance* est en train de se former à ce niveau, dont l'origine est, je crois, facile à dégager, et voici comment.

De nombreux auteurs ont étudié les changements de forme de la fente blastoporale chez les embryons de Reptiles. MITSUKURI, qui a précisément étudié les Chéloniens, en a donné une excellente description. Cette fente, d'abord transversale (embryons des fig. 1 à 6) ou légèrement recourbée en avant, se reploie de telle sorte qu'elle prend la forme d'un fer à cheval ouvert en arrière (embryon des figures 14 à 18). Les branches de ce fer à cheval se rapprochent et courent parallèlement l'une à l'autre, de chaque côté d'un champ indifférencié, qui est le restant de la plaque primitive de WILL, et que la plupart des auteurs homologuent au bouchon vitellin des Amphibiens (fig. 18).

Or, ce déplacement vers l'arrière des parties latérales du blastopore est, selon toutes probabilités, accompagné d'un *léger* recul de la partie moyenne, que j'ai toujours appelée lèvre craniale dans ma description, et dû au fait, qui me parait inévitable, qu'elle *absorbe* les parties immédiatement

voisines des lèvres latérales. On peut très bien désigner ce processus sous le nom de *concrescence*, mais celle-ci ne s'accomplit, chez les Reptiles, que sur une très courte étendue ; j'estime que son importance consiste surtout en ce qu'elle réunit dans le plan médian, sur le prolongement immédiat de l'endoblaste céphalique, les éléments qui constituent, au stade représenté par les figures 14 à 18, la zone de croissance pré- et périblastoporale. Cela me paraît résulter, notamment, de la comparaison des figures 13 et 17, et comme cette dernière est à 0,18 mm. de l'ouverture du blastopore à l'extérieur, on peut dire qu'à ce stade, cette distance mesure assez exactement la partie néoformée par la concrescence du blastopore. L'endoblaste et la portion du canal blastoporal qui s'y trouvent, ont donc une autre origine que dans la région que j'ai appelée jusqu'ici « céphalique » ; *ils se sont formés en sens inverse et par un autre processus.* Enfin, l'active prolifération dont l'endoblaste est le siège, la production abondante et précoce du mésoblaste, leur impriment d'emblée un cachet très particulier.

Qu'on veuille bien se rappeler l'introduction de ce travail et on comprendra que la région de l'embryon dont nous venons de constater l'existence et d'étudier l'origine, est en tout point analogue à la zone de croissance appositionnelle que j'ai décrite, au même endroit, chez les Amphibiens. Leur *homologie* sera établie si je parviens à démontrer que dans les deux cas leur destinée est la même.

J'ai reproduit dans les figures 19 à 26 (pl. XIX), qui sont *au même grossissement* que les précédentes, une série de coupes transversales d'un embryon plus âgé que ceux dont j'ai parlé jusqu'ici et qui fixe un stade très important.

En longueur, jusqu'à la lèvre crâniale du blastopore, il mesure 1,45 mm. environ. Ce chiffre est nécessairement un peu arbitraire et le sera jusqu'au moment où un sillon limitant permettra de déterminer, sans erreur, l'extrémité antérieure du blastoderme.

Un coup d'œil sur la série des coupes, qui sont rangées dans le sens cranio-caudal, révèle les changements produits dans l'ectoblaste. Moins étendu qu'antérieurement dans le sens transversal, il s'est épaissi, surtout en avant (comp. les fig. 19 à 26, aux fig. de la planche XVIII). Ses cellules sont de longs prismes étroits serrés les uns contre les autres; les noyaux, très rapprochés, sont superposés en plusieurs couches; le protoplasme ne renferme plus que de fins grains vitellins. Cet aspect nouveau est dû évidemment, en partie, à la prolifération des cellules par mitose, mais dans sa réalisation, *la concentration, le tassement vers le plan médian de tout le feuillet a joué un rôle bien plus considérable.* Cela apparaît avec une grande netteté au niveau du blastopore, où le bouchon vitellin, comprimé par l'ectoblaste, s'amincit et s'élève du fond d'une profonde dépression (fig. 26).

Pourtant, l'épaississement de l'ectoblaste n'est pas égal dans toutes les parties de l'embryon. Il est surtout marqué dans près des 2/3 antérieurs (fig. 19 à 22), plus exactement sur 0,90 à 0,95 mm. environ. Il commence à se manifester là une *prépondérance ectoblastique*, que j'aurai à opposer plus loin à la *prépondérance mésoblastique* du tiers postérieur.

Je n'ai plus qu'un détail à noter pour en finir avec l'ectoblaste. Dans tout l'embryon, sa face supérieure est légèrement concave. Sa face inférieure est régulièrement convexe dans les 35 premières coupes qui l'entament (fig. 19). A partir de là, et jusqu'au blastopore, elle se déprime en son milieu pour coiffer la saillie que fait la plaque chordale. Cette dépression coupe l'ectoblaste en deux lames latérales, réunies par une plaque commissurale.

L'endoblaste, dans cet embryon, retiendra plus longtemps notre attention. La figure 19 est la 30e coupe, environ, de l'écusson embryonnaire. L'endoblaste céphalique a à peu près la même largeur que l'ectoblaste. Epais en son milieu, il s'amincit latéralement pour se continuer dans l'endoblaste vitellin extraembryonnaire, toujours constitué de cellules cubiques chargées de grains deutoplasmiques. Là où il est le plus épais, le feuillet interne est composé de trois ou quatre

couches de cellules cylindriques ou fusiformes ; celles qui sont les plus proches de la cavité sous-germinale ont de nombreuses plaquettes vitellines dans leur cytoplasme ; les mitoses ne sont pas rares et siègent au voisinage de la surface libre. Tous ces caractères, notamment le dernier, sont ceux des épithéliums véritables.

Or, la figure 19 passe en un point correspondant à celui de la figure 14 sur l'embryon précédent. On comprend aisément que les différences entre les deux figures sont dues à l'activité mitosique d'une part, et d'autre part au tassement et à l'ordonnance nouvelle des cellules, grâce auxquels les vacuoles ont complètement disparu. Le processus amorcé chez l'embryon précédent s'est poursuivi; il s'est propagé d'*arrière en avant*.

Sur les coupes qui précèdent la figure 19, l'endoblaste s'amincit, d'abord en son milieu ; il perd sa structure d'épithélium cylindrique et se constitue, comme dans les mêmes régions du stade antérieur, de deux ou trois couches de cellules cubiques ou irrégulières, chargées d'enclaves ; plus en avant encore, une seule de ces couches persiste et elle passe sans changer d'aspect dans la partie extraembryonnaire du blastoderme. En d'autres termes, cette partie toute antérieure de l'endoblaste que je viens de décrire et qui occupe les 15 ou 20 premières coupes de l'embryon, n'est autre que la bande d'endoblaste vitellin, qui règnait dans la même région aux stades plus jeunes et qui s'est un peu réduite en étendue, tout en s'épaississant à peine. La structure histologique des cellules le prouve.

La figure 20, à la description de laquelle nous passerons maintenant, est la 14ᵉ coupe en arrière de la figure 19. L'endoblaste céphalique, large et épais, présente en son milieu une plaque chordale compacte et faisant vers le haut une saillie convexe ; sur les côtés, on remarque un épithélium cylindrique à noyaux stratifiés en deux ou trois couches.

Quelques coupes plus en arrière, on discerne les premières manifestations d'un processus très important, dont la fig. 27 (pl. XIX) donne une image à un grossissement plus fort. Elle

provient d'un autre embryon du même stade, mais qui se prêtait mieux à des dessins de détail. De chaque côté de la plaque chordale, l'endoblaste céphalique offre un aspect tout autre dans sa moitié interne et dans sa moitié externe. Ici, il reste l'épithélium cylindrique que nous connaissons ; la figure indique combien il est net et régulier : les noyaux y sont rangés en deux ou trois couches. Dans la moitié interne et jusqu'à la plaque chordale, cet épithélium se disloque ; les cellules prennent des formes irrégulières et certaines d'entre elles, se dégageant de leurs voisines, émigrent en dehors, en s'aplatissant sous la face profonde de l'ectoblaste, formant ainsi une petite traînée bientôt terminée en pointe. Cette dislocation de l'épithélium s'accompagne de changements analogues dans la polarité des cellules ; aussi, dès qu'elle a commencé, trouve-t-on les mitoses irrégulièrement disséminées.

Sur la figure 21, qui passe 14 coupes en arrière de la figure 20, les *lames mésoblastiques* dont je viens de décrire la première apparition, se sont déjà quelque peu étendues vers le dehors, entre l'ectoblaste et la partie externe, restée épithéliale, de l'endoblaste. Quoique le grossissement soit faible, on retrouve sur la figure 21, qui est scrupuleusement exacte, les détails les plus caractéristiques de la figure 27.

La délimitation du mésoblaste s'accentue peu à peu d'avant en arrière. La figure 22 passe 11 coupes en arrière de la figure 21. Les bandes mésoblastiques droite et gauche sont plus étendues ; en dedans, elles s'épaississent et se continuent dans la plaque chordale dont elles tendent cependant à se séparer par orientation de leurs cellules. Sous chacune d'elles, passe une couche de cellules plates, bien isolée, qui unit la partie épithéliale de l'endoblaste aux bords de la plaque chordale. J'ai reproduit dans la figure 28 (p. XIX) à un plus fort grossissement, une coupe tout à fait analogue, provenant de l'embryon utilisé pour la figure 27. Si l'on compare ces deux figures, comme aussi les figures 21 et 22, on se convainc aisément que cette couche de cellules plates n'était pas préformée, mais s'est constituée de quelques-unes des cellules

profondes de la partie interne de l'endoblaste, restées en place pour fermer la cavité sous-germinale, et qui se sont étirées en de longs fuseaux.

Sur plus de 20 coupes encore derrière la figure 22, les mêmes dispositions persistent avec une seule différence : la plaque chordale se réduit en largeur et en hauteur ; en revanche, sa structure épithéliale se régularise et elle se limite mieux, encore qu'incomplètement, vis-à-vis du mésoblaste.

Mais des changements se préparent déjà sur la figure 23, qui passe 24 coupes en arrière de la figure 22. *La plaque chordale a, à ce niveau, son minimum d'étendue avec son maximum de différenciation.* Les bandes mésoblastiques, épaisses, *arrivent à la limite de l'aire embryonnaire, sans cependant en sortir.* En dehors d'elles, *mais bien séparées*, on voit (à gauche surtout) une autre bandelette, mince, de cellules mésoblastiques. Ce sont les extrémités des cornes d'un croissant mésoblastique issu des parties plus postérieures de l'embryon et qui *s'engagent très tôt dans les parties extraembryonnaires de l'œuf.* Je vais y revenir.

Quant à l'endoblaste, sur la figure 23, on y retrouve la lamelle amincie passant sous l'extrémité interne du mésoblaste ; elle unit toujours la plaque chordale à l'endoblaste resté épithélial ; seulement celui-ci est moins élevé que sur la figure 22, ses cellules sont plus riches en vitellus ; la lamelle, au contraire, est un peu plus épaisse, formée de cellules presque cubiques.

Tout cela donne l'impression que l'on est dans une zone de transition ; les coupes suivantes en fournissent la preuve. La figure 24 est la 17e coupe en arrière de la figure 23 ; les différences sont frappantes. *La plaque chordale est redevenue plus large* ; ses faces latérales se continuent dans deux lames mésoblastiques épaisses, compactes et *qui s'étendent loin en dehors, dans la région extraembryonnaire.* Ce sont elles qui s'avancent en pointes le long et en dehors du mésoblaste formé par l'endoblaste céphalique. Sous le mésoblaste, de chaque côté de la chorde, passe *une couche régulière et identique*

partout de cellules cubiques assez volumineuses, remplies de plaquettes vitellines ; on la suit jusqu'en dehors de l'embryon où elle se continue dans l'endoblaste vitellin, dont elle a tous les caractères. La figure 29, qui provient du même embryon que les figures 27 et 28, reproduit tous ces détails à un plus fort grossissement.

Plus en arrière, les coupes prennent l'aspect que donne la figure 25, qui est la 14e coupe après la figure 24. L'ébauche chordale est haute et épaisse ; ses parties latérales, abondamment pourvues de mitoses, se prolongent dans le mésoblaste très épais et très étendu. Vers le bas, chorde et mésoblaste s'unissent, en un point limité, à l'endoblaste vitellin, en formant deux bourrelets que nous pourrons encore appeler lécitho-entériques. La chorde forme la voûte d'une gouttière, dont les bourrelets sont les versants. En dehors enfin, l'endoblaste vitellin se renfle, pour constituer les ébauches génitales primaires, bien décrites par DUSTIN [1] il y a quelques années.

L'épaississement de la chorde et du mésoblaste, la prolifération intense dont ils sont le siège, sont tout à fait caractéristiques de cette région. Plus en arrière, cette activité s'exagère encore. Les bourrelets lécitho-entériques se rejoignent pour fermer un étroit canal qui, se portant très obliquement en haut, s'ouvre à l'extérieur 6 coupes plus loin. On pourrait déjà lui donner le nom de canal neurentérique.

Sur ces 6 coupes, l'activité prolifératrice, mésoblastogène, atteint son maximum. Elle persiste sur quelques coupes encore au delà de l'orifice du canal neurentérique, le long des branches latérales du fer à cheval blastoporal (fig. 26 : 11e coupe derrière la fig. 25, et 3e après l'ouverture du canal). MITSUKURI [2], sur un matériel analogue au mien, a longuement décrit ces régions et je n'insisterai pas davantage.

---

(1) A. P. DUSTIN. L'origine et l'évolution des Gonocytes chez les Reptiles *Arch. Biol.* t. XXV. 1910.

(2) K. MITSUKURI. *Loc. cit.* 1896.

Résumé et Conclusions. — L'importance de ce stade m'oblige à en résumer les principales caractéristiques.

Le fait essentiel est que dans l'écusson embryonnaire, des « régions » sont devenues distinctes, dans lesquelles les feuillets s'édifient suivant des modalités et avec des matériaux partiellement différents.

A) Tout à fait en avant, sur une étendue qui ne dépasse pas 0,20 mm., l'ectoblaste a sous lui une bande d'endoblaste vitellin reconnaissable à sa structure.

B) A cette zone terminale en succède une autre, longue d'environ 0,70 mm. Là l'ectoblaste atteint son maximum d'épaisseur, et repose exclusivement sur ce que, dès les stades précédents, j'ai proposé d'appeler l'endoblaste céphalique. Vacuolaire au début, il est devenu compact sous l'action d'une rétraction de ses éléments, jointe à leur prolifération. En outre, il a commencé à subir des différenciations. Celles-ci ont progressé d'arrière en avant, c'est à dire dans le sens caudo-cranial ; on en trouve la preuve, sur les embryons décrits, dans leur degré d'avancement qui décroît progressivement dans ce sens. Ces différenciations revêtent l'allure suivante :

Dans le plan médian, la plaque chordale se délimite : mince mais bien différenciée en arrière, elle s'épaissit, tout en devenant plus diffuse en avant ; on peut la suivre cependant jusque près de l'extrême limite antérieure de l'endoblaste céphalique, sous forme d'un simple épaississement. De chaque côté d'elle, les parties latérales de l'endoblaste se comportent différemment dans leur moitié médiale et dans leur moitié latérale. Cette dernière reste inchangée dans toute la région qui nous occupe et conserve l'aspect d'un haut épithélium cylindrique où les noyaux sont rangés en deux ou trois couches. La moitié médiale, par dislocation et émigration ultérieure de ses cellules constitutives, se transforme en mésoblaste à l'exception de quelques-unes d'entre elles qui, étirées en lamelles, restent en place pour compléter la voûte de la cavité sous-germinale.

Cette formation de mésoblaste, au stade que nous envisageons, n'est importante que dans la partie postérieure de la région, et est loin d'avoir atteint l'extrémité antérieure de l'endoblaste céphalique. Nulle part, à ce stade, le mésoblaste ainsi formé ne s'étend en dehors de l'embryon.

En résumé, l'endoblaste céphalique a commencé à se subdiviser dans sa partie moyenne en ébauche chordale et en mésoblaste ; aux parties latérales encore indifférenciées et qui le resteront, je réserverai dans la suite de la description le nom d'*hypoblaste*. La raison de cette dénomination apparaîtra plus tard. Quant au mésoblaste, je l'appellerai *mésoblaste céphalique*.

c) Enfin, sur le prolongement de la région céphalique, et sur une étendue de 0,40 à 0,45 mm. environ, c'est à dire dans le 1/3 à peine de l'écusson embryonnaire, l'aspect change complètement. La plaque chordale s'épaissit et se différencie de moins en moins d'*avant en arrière* ; c'est donc au point de continuité entre les zones B et C qu'elle a son minimum d'épaisseur avec son maximum de netteté. De ses faces latérales partent des bandes mésoblastiques qui, *comme celles qui procèdent de la ligne primitive chez les Mammifères*, s'étendent latéralement dans la partie extraembryonnaire du blastoderme et, à leur extrémité externe, s'effilent en deux courts prolongements dirigés en avant. Ces bandes mésoblastiques sont très épaisses dans leur partie juxta-chordale et leur épaisseur augmente progressivement jusqu'au blastopore, en même temps que leur union avec la plaque chordale se fait de plus en plus intime. Cette augmentation est en rapport avec une prolifération cellulaire extrêmement marquée.

Enfin dans toute l'étendue de cette troisième région, *le feuillet interne de l'embryon a tous les caractères de l'endoblaste vitellin.* En aucun point il ne forme directement le plancher de ce qui reste du canal blastoporal, dont les parois sont le siège d'une intense activité, essentiellement mésoblastogène. En avant de ce canal, il ne s'unit au feuillet moyen que là où il touche les bords latéraux de l'ébauche de la chorde.

Bien que je ne veuille pas aborder en ce moment les controverses sur le développement du feuillet moyen, je dirai cependant que c'est sur notre zone C, soit chez les Reptiles, soit même chez les autres Amniotes, que la plupart des auteurs ont fait porter leur étude. C'est le cas notamment pour O. HERTWIG. Ce n'est que dans cette zone, d'ailleurs, qu'on trouve les *aspects* de *plaque dorsale* au sens où LWOFF, BRAUER, GÖTTE et d'autres entendent ce terme. Ce n'est que là enfin qu'on peut dire que la chorde et le mésoblaste n'ont aucune connexion génétique avec l'endoblaste.

Tous ces caractères sont exactement ceux de la zone de croissance appositionnelle que j'ai décrite chez les Amphibiens en 1902 *et en* 1907. Or, je rappelle que si, à ce stade, cette zone a déjà une notable étendue, nous avons pu cependant à un stade précédent, saisir le moment où elle s'est constituée et en interpréter l'origine. Nous avons vu, entre autres choses, qu'elle n'apparaît qu'après que l'endoblaste céphalique s'est constitué ; celui-ci procède du prolongement céphalique dont il n'est, en somme, que le développement, tandis que la zone de croissance se forme par un recul et une contraction des lèvres blastoporales, *consécutifs* à l'ouverture du canal blastoporal et au déploiement de ses parois.

Enfin, il résulte de sa situation préblastoporale et postérieure à l'endoblaste céphalique, que les parties auxquelles elle donne naissance ne peuvent se différencier que d'avant en arrière.

Ne sont-ce pas là encore autant d'analogies avec la zone formative du tronc chez les Amphibiens ? L'analogie deviendra une homologie si nous pouvons démontrer l'identité de leur destinée.

Une remarque s'impose cependant. Dans le dernier embryon décrit, la zone C, que j'appellerai dès maintenant la zone troncale, mesure 0,40 mm. environ. Il semble que le blastoderme aurait dû s'allonger en proportion, et cependant il n'en est rien ; et même l'embryon d'où proviennent les figures 27 à 29, que l'existence du pli amniotique antérieur

permet de bien délimiter, est raccourci, puisqu'il ne mesure que 1,25 mm.

Cette apparente contradiction s'explique en réalité très simplement. L'allongement qu'aurait dû produire l'entrée en activité de la zone troncale, a été plus que compensé par le mouvement de concentration des feuillets dans le sens transversal et dans le sens cranio-caudal, dont nous avons pu apprécier déjà les effets sur les premiers embryons étudiés. Ce mouvement, cette contraction du blastoderme dont toutes les figures des planches XVIII et XIX fournissent des preuves qui me paraissent incontestables, donne la clef du fait paradoxal que, pendant toute une période de l'ontogénèse, l'embryon de Reptile diminue en étendue, bien qu'il soit le siège de processus évolutifs fort actifs et complexes.

J'ajoute enfin qu'au point de vue des causes immédiates de l'ontogenèse, il y a là une mécanisme fort intéressant. On ne peut que le décrire pour le moment ; il sera peut-être possible un jour de le soumettre à une analyse expérimentale.

Nous pouvons maintenant passer à des embryons plus âgés, et nous y examinerons d'abord, par l'étude de séries des coupes sagittales, les étapes successives des transformations topographiques que subissent les trois zones dont l'existence est dès à présent établie. Nous poursuivrons ensuite, sur des coupes transversales, l'achèvement de la formation des feuillets et des organes axiaux.

Les figures 30, 31 et 32 (pl. XIX) reproduisent, au même grossissement que les figures 1 à 26, trois coupes sagittales d'un même embryon, allant de la gauche vers le plan médian. La figure 32 est très exactement dans ce plan ; elle est en effet la 5e coupe passant par le blastopore, sur les 8 qui l'entament ; la figure 31 est la 14e coupe à gauche de la figure 32, et la figure 30, la 17e après la figure 31.

La comparaison avec les figures 2 et 5 rend compte de la

diminution en longueur de l'embryon. Entre le point où l'ectoblaste est assez épaissi pour qu'on puisse l'appeler embryonnaire, et l'ouverture extérieure du canal neurentérique (blastopore), il y a 1,15 mm. Or, il y en avait 1,40 sur la figure 5 et 1,75 à 1, 80 sur la figure 2 ; l'embryon d'où ont été prises les figures 19 à 26, mesurait 1,40 mm., et celui qui a donné les figures 27 à 29, était long de 1,20 mm. On voit donc que la rétraction est progressive, constante et considérable.

On remarque d'ailleurs, sur les figures 30 à 32, le tassement compact de tous les feuillets et on est également frappé de la *prépondérance ectoblastique* dans la partie antérieure, contrastant avec la *prépondérance mésoblastique* de la région voisine du canal neurentérique (v. fig. 31).

J'aborde maintenant l'examen plus détaillé. Tout en avant (fig.31), l'endoblaste vitellin extraembryonnaire s'épaissit un peu, dès qu'il pénètre dans l'embryon, mais conserve toutefois la même structure histologique ; cela se présente sur 0,10 mm. environ; puis succède une zone où les cellules disloquées rappellent ce que nous avons vu sur les coupes transversales (fig. 21 et 27). La coupe entame donc à ce niveau la zone mésoblastique et l'endoblaste céphalique ; cette zone est relativement longue et la comparaison de la série des coupes (v. fig. 30 et 31) me permet, sur la figure 31, d'en fixer assez exactement la limite postérieure au point indiqué par une croix : c'est à dire qu'elle mesure environ 0,46 mm. Sur la figure 30, la coupe, étant plus latérale, entame, non plus la portion mésoblastogène, mais bien l'*hypoblaste* céphalique, lequel se continue directement en avant dans l'endoblaste vitellin. En arrière de la croix, sur les figures 30 et surtout 31, l'endoblaste s'amincit, se charge de vitellus, prend un aspect plus clair, et perd toute continuité avec le mésoblaste sus-jacent. Nous sommes donc là dans la zone troncale (comparer avec les figures 23, 24 et 25), qui procède de la zone de croissance appositionnelle ; elle mesure 0,40 mm., et frappe par l'activité mésoblastogène dont elle est manifestement le siège.

En reportant ces points de repère sur la figure 32, qui est sagittale et médiane, on constate que la croix se trouve justement au point où l'ébauche chordale a son minimum d'épaisseur. Cela concorde donc absolument avec ce que nous avaient appris les coupes transversales d'embryons un peu plus jeunes.

Mais ce que l'on distingue particulièrement bien sur la figure 31, précisément parce qu'elle est médiane, c'est la bande d'endoblaste vitellin qui occupe l'extrémité tout antérieure de l'embryon, et prolonge, en s'amincissant, l'endoblaste céphalique. Elle est tellement semblable par sa topographie et son aspect à la *plaque protochordale* qu'HUBRECHT a décrite chez les Mammifères, que je lui donnerai ce nom dans la suite. Sur la figure 32, elle mesure à peu près 0,20 mm, tandis que l'endoblaste céphalique s'étend sur 0,50 et la zone troncale sur 0,40. Cette dernière n'occupe donc qu'un gros tiers de l'embryon ; il en était de même pour l'embryon précédemment décrit.

Deux coupes sagittales d'un embryon plus âgé sont reproduites dans les figures 33 et 34 (pl. XIX). Elles sont distantes l'une de l'autre de 0,40 mm. Le sillon limitant antérieur (amniotique) a commencé de se creuser dans sa partie moyenne (fig. 34), ce qui nous permet, pour la première fois en coupe sagittale, de mesurer l'embryon avec une exactitude absolue. Sur la figure 34, sa longueur jusqu'au canal neurentérique est de 1,20 mm.

Si maintenant on compare les figures 32 et 34, on voit que *l'invagination qui produit le sillon limitant antérieur, s'est produite juste au devant du point où l'endoblaste céphalique se continue dans la plaque protochordale.* Celle-ci est donc déprimée et refoulée en arrière et en bas. Elle est, il est vrai, plus épaisse sur la figure 34 que sur la figure 32, et ses cellules sont stratifiées, mais l'embryon tout entier étant plus épais, ce caractère est négligeable.

Sur la figure 34, la limite entre les régions céphalique et troncale ne peut être établie qu'approximativement, par le

point où l'ébauche chordale a son minimum d'épaisseur. Je l'ai indiquée par une croix. La position de ce repère est confirmée par la figure 33, qui passe à 0,40 mm. à gauche de la ligne médiane. L'hypoblaste céphalique et l'hypoblaste troncal sont entamés dans toute leur étendue. Le dernier se reconnaît facilement avec un grossissement un peu fort, grâce à la forme cubique des cellules et à leur richesse en deutoplasme ; aussi la limite entre les deux, qu'indique la croix, est-elle aisée à trouver. On remarquera que dans les figures 33 et 34, les repères coïncident parfaitement ; les mesures donnent les chiffres suivants : zone céphalique 0,60 à 0,65 mm., zone troncale 0,50 à 0,55 mm. *Elles se sont donc allongées toutes deux d'une quantité sensiblement égale.*

Un embryon un peu plus âgé nous conduira au dernier stade où sont applicables les criteriums qui ont servi jusqu'ici. Les fig. 35 36 et 37 (pl. XIX) en donnent, toujours au même grossissement, trois coupes sagittales. Sur la figure 37, qui est médiane, sa longueur est de 1,23 mm. Le sillon limitant antérieur, devenu plus profond, s'enfonce en bas puis en arrière, continuant à refouler dans le même sens la plaque protochordale.

Pour trouver la limite à peu près exacte des régions céphalique et troncale, la figure 37 est inutilisable, mais il n'en est pas de même des figures 35 et 36. Sur la première, le mésoblaste céphalique s'arrête très près du sillon limitant antérieur et par conséquent de la plaque protochordale. Sous le feuillet moyen, le haut épithélium cylindrique de l'hypoblaste céphalique s'étend sur 0,35 mm. environ, puis il devient cubique, à grains vitellins nombreux et brillants; c'est l'hypoblaste troncal typique ; le point de transition est facile à distinguer. Si on le reporte sur la figure 36, qui est la 16e coupe en dedans de la figure 35, on voit qu'*il coïncide avec le point où, dans le mésoblaste, un somite s'est délimité de toutes parts* ; *celui-ci paraît donc être à cheval sur les deux grandes régions du corps. En avant*, mais surtout *en arrière* de lui, les cellules mésoblastiques commen-

cent à s'orienter en épithélium pour former de nouveaux somites.

Ceci étant acquis, il est facile de tracer, très approximativement, sur la figure 37, la croix qui doit marquer le point de continuité des régions céphalique et troncale. Cette dernière à ce stade, l'emporte en étendue sur la première, qui a, en réalité, subi une réduction véritable. Je puis interpréter cette réduction, d'ailleurs momentanée, par l'intervention de deux facteurs : 1° la compression exercée par l'invagination du sillon limitant antérieur ; 2°) une compression en sens inverse due à l'allongement très appréciable qu'a subi la région troncale.

Pour terminer ce chapitre, je décrirai rapidement la figure 38 (pl. XIX), qui est une coupe sagittale d'un embryon possédant 3 somites et mesurant 1,32 mm., et la figure 39 (pl. XX), coupe sagittale également d'un embryon de 2 mm. avec 7 somites différenciés.

Sur la figure 38, par suite de l'approfondissement du sillon limitant, le cul de sac antérieur du tube digestif s'est ébauché, en d'autres mots, l'embryon possède donc maintenant un rudiment d'intestin pharyngien avec une paroi ventrale. Or, la comparaison de la figure 38 avec les précédentes démontre indiscutablement que l'*hypoblaste de cette paroi ventrale n'est autre que la plaque protochordale.* Au point où elle se réfléchit dans la voûte, le mésoblaste de la tête antérieure commence à se constituer. De cette comparaison découle encore, qu'en *arrière* du premier somite formé, deux autres se sont délimités et qu'un troisième est en train de le faire, tandis qu'en avant, tout s'est maintenu dans l'état du stade antérieur.

Enfin, dans un embryon de 2 mm. de long (fig. 39), il existe 5 somites complets en arrière du 1er apparu, et en *avant de lui, dans le mésoblaste de la tête, il y en a un* 7e, *plus petit que les autres*, plus ou moins rudimentaire. Il portera, dès lors, le n° 1 de la série, bien que le 2e soit le plus ancien.

Je tiens à souligner, avant d'aller plus loin, qu'un des résultats importants de la description que je viens de donner est que la bande d'endoblaste vitellin, qui a persisté à l'extrémité toute craniale de l'embryon, et que j'ai désignée sous le nom de plaque protochordale, a finalement formé la paroi ventrale du cul-de-sac pharyngien antérieur du tube digestif. Au fond de ce cul-de-sac elle se continue dans l'endoblaste céphalique. C'est là, on le sait depuis longtemps, que se formera le mésoblaste des cavités prémandibulaires et de leur commissure ; c'est là aussi, par conséquent, que viendra se terminer la chorde dorsale ; c'est là enfin que dans l'ectoblaste s'édifieront l'œil et l'organe olfactif. Cette région est donc exactement ce que HATSCHEK appelle l'acromérite, et je propose de désigner sa formation sous le nom *d'acrogénèse*. Dans ce processus, nous venons de le voir, la plaque protochordale joue un rôle important, mais je ferai remarquer tout de suite — et j'y reviendrai plus loin — que le terme « protochordal » n'est pas justifié pour elle, et que le qualificatif de « préchordal » serait beaucoup plus approprié.

Tous les faits que j'ai décrits sur des coupes sagittales vont se préciser par l'examen de séries de coupes transversales, et il s'en dégagera en outre quelques notions intéressantes. Pour ne pas alourdir cette étude par les détails fastidieux des stades intermédiaires, je commencerai par un embryon, mesurant environ 1,40 mm. de longueur, et dans lequel un somite s'est complètement isolé. Il est donc un peu plus avancé que celui dont les figures 35, 36 et 37 représentent des coupes sagittales.

J'en ai reproduit dans les figures 40 à 48 (Pl. XX), à un grossissement identique à celui des figures 27 à 29 (pl. XIX), 9 coupes transversales, échelonnées dans le sens craniocaudal.

Le capuchon céphalique et le pli amniotique antérieur

sont bien ébauchés ; le cul-de-sac antérieur du tube digestif a une paroi ventrale longue de 0,13 mm., et les parois latérales se prolongent encore sur 0,10 mm. environ.

Examinons d'abord les caractères de l'ectoblaste, qui a subi des modifications très importantes.

Dans le corps de l'embryon, depuis la figure 40 jusqu'à la figure 47, la *plaque médullaire* s'est déprimée en une gouttière encore largement ouverte en avant (fig. 40) et en arrière (fig. 46 et 47) ; elle est au contraire rétrécie dans la zone moyenne (fig. 44). Je ne m'attarderai pas aux détails de sa formation, qui sont bien connus, mais j'insisterai sur certains points importants qui n'ont pas jusqu'ici retenu l'attention des observateurs.

La comparaison des figures 27 (pl. XIX) et 42 (pl. XX) qui entament des points analogues du corps, montre que la partie moyenne de la large bande ectoblastique du jeune blastoderme, s'est, au stade actuel, plissée et invaginée pour former les parois de la goutière médullaire, tandis que les parties latérales constituent le revêtement extérieur de l'embryon. Conformément à la règle que j'ai adoptée dans mon travail de 1907, j'appellerai *épiblaste*, ce qui reste de l'ectoblaste après que l'ébauche du système nerveux central s'en est séparée. Or, sur les figures 40 à 42, qui passent par la partie antérieure du corps, l'épiblaste a sensiblement la même structure que la plaque médullaire. Les cellules sont un peu moins serrées, un peu plus turgescentes, mais, en somme, les différences ne sont pas très appréciables.

Il n'en est plus de même dans les figures 44 à 47 qui entament le tronc. Là l'épiblaste prend un aspect vacuolaire caractéristique, que connaissent bien tous ceux qui ont étudié l'embryologie des Reptiles, et c'est *brusquement*, sans transition, qu'il se continue dans la portion neurale de l'ectoblaste. La figure 43, qui, je le démontrerai plus loin, *est exactement à la limite entre la tête et le tronc*, offre des dispositions intermédiaires ; l'épiblaste est vacuolaire, mais en dedans il prend déjà un aspect « neural » avant de se réfléchir dans la paroi de la gouttière médullaire.

J'attache à ces faits une importance réelle, parce qu'ils indiquent : *a*) qu'au stade actuel, la structure de l'épiblaste peut — comme celle de l'endoblaste — servir de criterium dans la délimitation des régions céphalique et troncale ; *b*) que l'épiblaste céphalique n'est pas, comme dans le tronc, un simple épithélium de revêtement ; il a conservé des propriétés nerveuses qui se manifesteront d'ailleurs dans la suite, par le développement des grands organes des sens spéciaux et des placodes ganglionnaires des nerfs craniens mixtes. *La prépondérance ectoblastique de la tête, s'affirme donc et se précise au fur et à mesure que l'embryon avance en âge.*

Passons à l'étude du mésoblaste, de la chorde et de l'hypoblaste. La figure 40 est la 19e coupe de l'embryon et la 12e qui entame l'endoblaste. Il est manifeste que celui-ci est le siège de processus identiques à ceux qui ont été décrits sur la figure 27. La plaque chordale est peu épaisse, mais largement étalée. A droite et à gauche d'elle, se retrouvent les bandes d'endoblaste mésoblastogène, d'où partent un amas de cellules irrégulières, lâchement unies. En dehors de ces bandes enfin, et toujours comme sur la figure 27, se voit l'*hypoblaste céphalique*, composé de hautes cellules cylindriques à protoplasme clair. Seulement ces lames, droite et gauche, d'hypoblaste céphalique se sont repliées et *forment maintenant les parois latérales du pharynx* futur. Au fond des plis amniotiques latéraux, elles se continuent dans l'endoblaste vitellin extraembryonnaire.

Sur les coupes qui précèdent la figure 40, le mésoblaste libre devient de moins en moins abondant, et à quelques centièmes de millimètres du fond du cul-de-sac antérieur du tube digestif (intestin préoral), l'endoblaste primitif reparaît, mais la plaque chordale reste reconnaissable jusqu'au bout, et s'épaissit même un peu. Il s'ensuit donc, que comparativement aux stades plus jeunes, la différenciation de l'endoblaste a progressé dans le sens caudo-cranial.

En arrière de la figure 40, il n'y a d'autre changement que l'étalement de l'hypoblaste ; la 13e coupe est dessinée dans la figure 41. La plaque chordale est plus mince et plus étroite. Le mésoblaste céphalique, beaucoup plus abondant, formé de cellules irrégulières, mais relativement serrées, s'arrête en dehors au niveau du pli amniotique, et en dedans vient s'intercaler, par une extrémité effilée, entre la plaque chordale et le bord interne de l'hypoblaste. Du côté droit comme du côté gauche, une mince traînée de quatre ou cinq cellules plates unit l'hypoblaste à la chorde en passant sous le mésoblaste. C'est là ce qui reste de la lamelle très étendue qui existait sur la figure 28 et dont nous connaissons l'origine. Elle est maintenant beaucoup plus courte, sans doute parce quelques-unes de ses cellules ont encore été incorporées au mésoblaste ; sa présence n'en est pas moins précieuse pour l'interprétation des faits. Notons enfin que la figure 41 est à 0,32 mm. de l'extrémité antérieure de l'embryon, tandis que la figure 28 en était à 0,69 mm. Le processus s'est donc propagé d'arrière en avant.

Sur la figure 42, qui passe 17 coupes en arrière de la précédente, le mésoblaste céphalique est isolé de toutes parts. La plaque chordale s'est tassée en une masse circulaire assez volumineuse ; les traînées de cellules plates qui l'unissaient aux bandes hypoblastiques latérales, se sont réunies sous elle en une couche continue. Les bandes hypoblastiques se sont ainsi rapprochées l'une de l'autre. Elles sont, sur la figure, remarquablement nettes et se soulèvent de chaque côté en une gouttière dont le fond déprime le mésoblaste en sa partie moyenne. Elles n'auront qu'à s'infléchir et à se réunir suivant leur bord externe pour édifier les parois latérales et ventrale du pharynx. C'est d'ailleurs ce qu'elles feront dans les stades ultérieurs.

La figure 43, enfin, qui est la 13e coupe en arrière de la figure 42, passe dans la partie postérieure de la région où la chorde, le mésoblaste et l'hypoblaste se délimitent selon le type céphalique. La chorde, libre de toutes parts, est petite. Sous elle passe encore la bande de cellules plates interhypo-

blastique qui suffit, à elle seule, à caractériser la région. L'hypoblaste est moins élevé que dans la figure 42, mais ses cellules sont encore hautes, cylindriques et pauvres en deutoplasme. Le mésoblaste est intraembryonnaire dans toute sa largeur. En dedans, le long de la gouttière médullaire et de la chorde, ses cellules commencent à s'orienter en épithélium, comme pour former un somite. Cette masse somitique n'est délimitée que sur sa face postérieure, qui est visible trois coupes plus loin ; puis se montre un somite véritable, qui existe sur neuf coupes successives.

La figure 44 (9 coupes en arrière de la figure 43) entame ce somite à peu près en son milieu. Là, les caractères ne sont plus absolument ceux de la région céphalique, mais ils ne sont pas encore tout à fait ceux de la zone troncale : quelques cellules établissent la transition entre l'épiblaste et la plaque médullaire. A gauche, l'hypoblaste est encore cylindrique, mais surbaissé et ses cellules se chargent de vitellus ; à droite il a déjà presque tous les caractères de l'hypoblaste vitellin. Enfin, et ceci est plus caractéristique encore, l'hypoblaste a la même composition sous la chorde que latéralement, et la chorde elle-même est un peu plus grosse que sur la figure précédente. Ceci démontre, nous le savons, que nous avons dépassé le point de continuité des zones céphalique et troncale.

Continuant la série des coupes transversales, nous arrivons, après avoir passé 23 coupes, à la figure 45. Le mésoblaste perd son aspect somitique et il s'étend (il le faisait déjà sur la figure 44) en dehors de l'aire embryonnaire. La limite est brusque entre l'épiblaste et la gouttière médullaire ; celle-ci s'évase. La chorde a augmenté de volume ; elle s'applique, en s'étalant, sur l'hypoblaste vitellin qui lui est sous-jacent, et qui est partout formé de cellules cubiques, riches en vitellus et régulièrement rangées en une couche continue.

Ces dispositions perdurent sur de nombreuses coupes successives ; le seul changement notable est que la chorde s'épaissit progressivement et tend à venir s'intercaler dans

l'hypoblaste. Ce résultat est atteint sur la figure 46, qui est la 27e coupe derrière la figure 45 : l'hypoblaste est coupé en deux moitiés par la chorde, large et épaisse. Rien ici ne rappelle les traînées de cellules plates de la région céphalique. L'image est presqu'exactement la même que dans la figure 29. Le mésoblaste, par son extrémité interne, s'applique étroitement sur les faces latérales de la chorde et dans l'angle suivant lequel elle se continue dans l'hypoblaste. Quelques coupes plus loin, ce contact devient une continuité.

Il est inutile d'insister sur ces dispositions, bien connues. Ce sont elles qui ont servi de base à l'interprétation de la plupart des auteurs qui ont étudié le développement des feuillets chez les Amniotes. O. HERTWIG (1) les considère comme les seules vraiment démonstratives ; elles le sont, en effet, *mais pour le tronc seulement.*

Afin que le lecteur puisse se faire une vue d'ensemble précise de cet embryon, j'ai reproduit encore les figures 47 et 48 qui passent respectivement 13 et 27 coupes en arrière de la figure 46. Elles entament la zone de croissance appositionnelle qui entoure le canal neurentérique, et on y constate l'active prolifération mitosique dont elle est le siège. MITSUKURI a si complètement et si exactement décrit cette région chez les Chéloniens, que je renvoie à son travail pour tous les détails.

J'ai montré, dans les pages précédentes, que grâce à cette zone, s'est édifiée la région troncale du corps, où la chorde et le mésoblaste se différencient d'avant en arrière, par un processus tout autre que dans la portion céphalique du corps. Cette dernière s'étend maintenant sur 0,70 mm. ; la région troncale mesure 0,75 mm. ; la proportion entre elles commence à se renverser comparativement aux stades antérieurs. C'est à la formation de la zone de croissance appositionnelle, à son extension, à ses différenciations, que je donne le nom de *cormogénèse.*

---

(1) O. HERTWIG. *Loc. cit.* 1903.

Il est une différence essentielle entre la céphalogénèse et la cormogénèse et je désire la souligner avant d'achever la partie descriptive de ce travail. *Dans le tronc, l'endoblaste vitellin devient directement l'hypoblaste définitif ; la chorde et le mésoblaste procèdent en droite ligne et exclusivement, de la prolifération des parois du canal neurentérique et sont ectoblastiques en apparence.* C'est parce que la cormogénèse a attiré exclusivement leur attention, que O. Hertwig, Hubrecht et Keibel ont admis qu'il en est ainsi dans le corps tout entier. Les processus de la céphalogénèse, absolument différentes, ou bien n'ont pas sollicité leur curiosité, ou bien ne leur ont apparu que comme des complications secondaires, dépourvues de valeur fondamentale.

La figure 49 (pl. XX) est la 25e coupe d'un embryon mesurant 1,5 mm., et possédant 2 somites délimités. Topographiquement, elle correspond donc assez exactement à la figure 40 de l'embryon précédent. L'intestin est fermé ; le mésoblaste est isolé de toutes parts ; sous la chorde, volumineuse, passe la couche de cellules plates que nous connaissons. Les différenciations de l'endoblaste céphalique ont donc continué à se propager régulièrement d'arrière en avant. La preuve en est que chorde, mésoblaste et hypoblaste ne se remettent en continuité qu'au niveau du fond du cul-de-sac antérieur du tube digestif : là se retrouvent les dispositions de la figure 40. L'épiblaste, par sa structure, ne diffère guère de l'épithélium médullaire.

La figure 50 provient d'un embryon mesurant 1,60 mm. et possédant 4 somites, tous dans le tronc, mais au devant du premier, le mésoblaste de la tête a, sur 8 coupes environ, une allure somitique que reproduit très bien la figure. L'aspect de l'épiblaste, la bandelette plate qui passe sous la chorde, sont encore caractéristiques de la région céphalique. Mais à des stades plus avancés, ces similitudes disparaissent ; ainsi sur un embryon possédant 6 somites, et mesurant 2 mm.,

une coupe passant au même endroit que la figure 50 a l'aspect que présente la figure 51. Les cellules plates sous-chordales ont disparu ; elles sont remplacées par des éléments analogues à ceux du reste de l'hypoblaste pharyngien, et il en est ainsi juqu'au niveau de la commissure unissant les mésoblastes prémandibulaires. Ceci, comme le reste, progresse donc en direction caudo-craniale.

J'ai déjà signalé qu'en avant du premier somite formé, il en apparaît un second, beaucoup plus tardif, puisque, chronologiquement, il devrait porter le n° 7 ; j'ai dit aussi que ce somite se formait dans la région céphalique, et que le second somite (numériquement parlant, car chronologiquement il est le premier) était, en réalité, à la limite entre les zones céphalique et troncale. Or, l'élément essentiel de la tête primordiale est la crête ganglionnaire des nerfs craniens mixtes ; sa limite postérieure, c'est à dire le point où elle se continue dans la crête du tronc, représente, chez tous les Craniotes, un point fixe de la plus haute importance. Il est donc indispensable de préciser, sur nos embryons, la position de cette limite.

La crête ganglionnaire cranienne est d'une étude aisée chez *Chrysemys*. Elle existe déjà chez des embryons à 8 somites, mais dans la région prémandibulaire seulement. Sur un embryon possesseur de 10 somites, et mesurant 2,7 mm., elle est complète. Les ébauches du trijumeau, de l'acoustico-facial, du glosso-pharyngien et du vague sont bien distinctes. La figure 52, qui passe par le 1er somite (numériquement), en représente la partie caudale (crête du vague), s'insinuant à ce niveau entre le somite et l'épiblaste épaissi en une large placorde. C'est en regard du 2e somite qu'elle s'arrête sur tous les embryons que j'ai étudiés.

Ainsi se trouvent confirmées les délimitations topographiques que l'étude du développement des feuillets avait permis d'établir.

Dans le tronc, aux derniers stades étudiés, les différenciations se sont également poursuivies, mais, outre qu'elles sont bien connues, elles n'ont aucune importance pour l'objet spécial de ce travail.

CONCLUSIONS ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

On peut résumer comme suit les observations relatées dans ce travail :

1°) Le prolongement céphalique de la plaque primitive, après qu'il s'est insinué entre l'ectoblaste embryonnaire et l'endoblaste vitellin, après que le canal blastoporal s'est ouvert dans la cavité sous-germinale et que sa paroi s'est déployée en une plaque horizontale, constitue un *endoblaste céphalique* très étendu, circonscrit latéralement et en avant par l'endoblaste vitellin issu du clivage gastruléen. L'écusson ectoblastique est, au début, beaucoup plus étendu que l'endoblaste céphalique.

2°) Dans la suite l'ectoblaste se contracte ; il se tasse dans le sens antéro-postérieur et dans le sens transversal, glisse à la surface de l'endoblaste vitellin et se rassemble exclusivement au-dessus de l'endoblaste céphalique, sauf au pourtour antérieur de l'écusson embryonnaire où persiste la *plaque protochordale*, ou plus exactement *préchordale*. L'endoblaste céphalique, vacuolaire, considérable d'abord, se réduit et devient plus compact : *a*) par suite d'une contraction analogue à celle de l'ectoblaste mais moins forte ; *b*) à cause de la prolifération de ses éléments cellulaires.

Il prend ainsi l'aspect d'un épithélium cylindrique où les noyaux sont stratifiés en deux ou trois couches.

3°) Au moment où cette concentration s'achève et grâce à elle, la région blastoporale se resserre dans les mêmes directions que le restant du blastoderme et la lèvre dorsale recule légèrement. Une courte zone se forme ainsi entre l'endoblaste céphalique et le blastopore, et dès qu'elle est apparue, elle entre en intense prolifération. Elle se comporte donc comme une zone de croissance, qui allongera, par apposition, la partie du corps située au devant d'elle.

4°) Dès que la zone de croissance est entrée en activité, on doit distinguer dans l'endoblaste de l'embryon de *Chrysemys*, trois zones : *a*) tout à fait en avant, une bande étroite d'endoblaste vitellin ; elle correspond topographiquement à la plaque protochordale d'HUBRECHT ; *b*) l'endoblaste céphalique, très étendu, qui procède entièrement et exclusivement du prolongement céphalique de la ligne primitive ; *c*) enfin la couche interne de la zone de croissance appositionnelle, qui avoisine le blastopore et entoure ce qui reste du canal blastoporal. Elle s'allonge rapidement, et se caractérise dès le début comme un centre mésoblastogène très actif. On peut l'appeler endoblaste troncal. Sa formation est secondaire, et consécutive à celle de l'endoblaste céphalique.

Cette prépondérance mésoblastique contraste avec la prépondérance ectoblastique de la région céphalique.

5° Lorsque l'extrémité antérieure du corps se délimite et se soulève grâce à la formation du sillon limitant antérieur, la plaque protochordale est en partie exclue de l'embryon ; le reste coiffe le fond du cul-de-sac antérieur du tube digestif et forme une partie de la paroi ventrale de ce cul-de-sac. Elle n'intervient pas dans la formation de la chorde ; tout au plus joue-t-elle un rôle dans la constitution du mésoblaste prémandibulaire. Elle reste donc localisée dans l'acromérite et n'intervient que dans l'acrogénèse.

6°) Dans la région de l'endoblaste céphalique, les deux feuillets primaires évoluent de façon très caractéristique.

a) L'ectoblaste se différencie en plaque médullaire et épiblaste. Mais ce dernier garde pendant longtemps et sur une très grande étendue des caractères histologiques très voisins de ceux de l'ébauche du système nerveux central. Il n'est donc pas un simple feuillet de revêtement, mais possède dès le début des caractères neuraux, en rapport évident avec les éléments sensoriels (organes des sens, placodes des nerfs craniens) qu'il est appelé à former.

b) L'endoblaste subit dans toute son étendue des différenciations qui commencent et se poursuivent d'arrière en

avant (caudo-cranialement) et atteignent ainsi le fond du cul-de-sac antérieur du pharynx (intestin préoral). En se différenciant, il se subdivise en trois zones : une médiane, qui deviendra la chorde dorsale, et deux latérales ; dans chacune de celles-ci la partie interne donne par dislocation et prolifération de ses éléments tout le mésoblaste de la tête, à l'exception des cavités prémandibulaires, jusques et y compris le premier somite postotique ; la partie externe, sans subir de changement de structure, devient l'hypoblaste délimitant les parois de la portion pharyngienne du tube digestif — à l'exception de la paroi ventrale de l'intestin préoral, qui procède, au moins en partie, de la plaque protochordale. C'est de cet hypoblaste, par conséquent, que proviendront les poches branchiales endodermiques et leurs dérivés. Je rappelle qu'en dernière analyse tout cela procède du prolongement céphalique. On peut dès lors conclure, que la formation du prolongement céphalique est le processus fondamental et initial de la céphalogénèse. *L'opinion d'*Ed. van Beneden, *qui fait provenir l'hypoblaste du tube digestif des parois du canal archentérique (= prolongement céphalique), est donc exacte, mais pour la tête seulement.*

7°) La zone de croissance appositionnelle est l'élément essentiel de la cormogénèse. Par son développement et ses différenciations, elle donnera naissance au tronc et à la queue. Les feuillets y évoluent aussi d'une façon tout à fait caractéristique.

a) L'ectoblaste se subdivise, comme dans la tête, en plaque médullaire et épiblaste. Mais ce dernier n'est qu'une simple couche de revêtement, à structure toute spéciale, et qui se continue, sans transitions, dans la partie neurale.

b) La chorde et le mésoblaste se délimitent d'avant en arrière, au fur et à mesure que l'embryon s'allonge. La quantité de mésoblaste est notablement plus grande que dans la tête, et il s'étend très tôt dans la région extraembryonnaire. Dans le tronc tout entier, l'hypoblaste définitif du tube

digestif dérive directement de l'endoblaste vitellin né du clivage gastruléen. *A ce point de vue, l'opinion de* HUBRECHT, KEIBEL *et* O. HERTWIG *est donc exacte, mais pour le tronc seulement.*

Enfin, c'est à l'extrémité antérieure du tronc que la segmentation en somites débute ; elle se poursuit d'avant en arrière. *Mais après qu'il s'en est ainsi formé* 6, *il s'en délimite un* 7e, *au devant du* 1er, *dans le mésoblaste de la tête.* Ce somite céphalique, plus réduit que les autres et rudimentaire, prend dès lors le nº 1. Derrière lui, vient se terminer la crête ganglionnaire du vague.

Pour ne plus avoir à y revenir, je dirai, en quelques mots, ce que l'on sait actuellement, chez les Reptiles et les Oiseaux, de l'ordre dans lequel se fait la segmentation du mésoblaste.

On sait que chez les Oiseaux, FISCHEL (1) a nié absolument qu'il se formât un ou plusieurs somites en avant du premier apparu. Cette manière de voir a été généralement adoptée depuis (H. REX (2), PATTERSON (3), HUBBARD (4), L. GRAPER (5)).

Chez les Reptiles, au contraire, on a reconnu depuis longtemps que sur des embryons ayant 8 à 10 somites au moins, le premier est plus petit que les autres et souvent mal délimité

---

(1) A. FISCHEL. Ueber Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. *Morph. Jahrb.* Bd. 24, 1896.

(2) H. REX. Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Lachmöwe. (Larus ridibundus.) *Morph. Jahrb.* Bd. 33, 1905.

(3) PATTERSON. The order of appearance of the anterior somites of the Chick. *Biol. Bull.* v. 13, 1907.

(4) M. E. HUBBART. Some experiments on the order of succession of the somites of the Chick. *Amer. Natur.*, t. 42, 1908.

(5) L. GRAPER. Beobachtungen von Wachstumsvorgänge an Reihenaufnahmen lebender Hühnerembryonem nebst Bemerkungen über vitale Färburg. *Arch. f. Etw.-Mech.* Bd. 33, 1912.

en avant (VAN BEMMELEN (1), VAN WYHE (2), CORNING (3), B. KERENS (4)). CORNING dit même qu'il ne lui paraît pas impossible que le premier somite soit plus tardif.

Une intéressante observation de KERENS tend à lui attribuer une autre signification qu'aux somites suivants : elle a observé sur de jeunes embryons de *Lacerta* des traces d'ébauches pronéphritiques jusque sur le second somite, mais jamais sur le premier.

Certains auteurs (C. K. HOFFMANN (5) et FILATOFF (6)) ont été plus loin. HOFFMANN, qui a décrit dans la tête des Reptiles une segmentation presque analogue à celle que VAN WIJHE (7) a constatée chez les Sélaciens, dit que la segmentation se fait d'avant en arrière et d'arrière en avant. Mais sa description manque tellement de précision, qu'il est impossible de savoir où est le point de départ. De même, FILATOFF croit aussi avoir observé que 4 ou 5 somites céphaliques s'isolent dans le sens caudo-cranial. Mais ni sa description, ni ses figures ne forcent la conviction. Sur les nombreux embryons, plus âgés que ceux dont il a été question ici, que j'ai eu l'occasion d'étudier, jamais je n'ai vu se former de somite au devant de celui qui, lorsqu'il y en a au moins 8, porte le n° 1. Quelle est sa valeur ? Est-il le somite Z de la

---

(1) VAN BEMMELEN. Ueber die Herkunft der Extremitäten-und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. *Anat. Anz.* Bd. IV. 1889.

(2) J. W. VAN WIJHE. Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel-und Reptilienembryonem. *Zool. Anz.* Bd. IX, 1886.

(3) H. K. CORNING. Ueber die Entwicklung der Kopf-und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. *Morph. Jahrb.* Bd. 28, 1899.

(4) B. KERENS. Recherches sur les premières phases du développement de l'appareil excréteur des amniotes. *Arch. Biol.* XXII, 1906.

(5) C. K. HOFFMANN. Reptilien. *Bronn's Klassen und Ordnungen.* Bd. VI. Abt 3, 1890.

(6) D. FILATOFF. Die Metamerie des Kopfes von Emys lutaria. *Morph. Jahrb.* Bd. 37, 1908.

(7) J. W. VAN WIJHE. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *Verhandel. d. Konink. Akad. van Wetensch.* Amsterdam. 1883.

nomenclature de FURBRINGER ? C'est une question à laquelle il m'est impossible de répondre en ce moment, et qui, d'ailleurs, sort du cadre que je me suis tracé.

Tels sont, en un bref résumé, les faits essentiels qui découlent de mes recherches ; en établissant, chez un Reptile, l'existence des trois grandes étapes (acrogénèse, céphalogénèse, cormogénèse), au cours desquelles se constitue le corps d'un embryon d'Amphibien, elles conduisent avec certitude à la notion d'une loi fondamentale et générale, dominant l'ontogénèse de tous les Craniotes.

Tous ces faits ne sont cependant pas nouveaux ; en réalité, pour aboutir à mes conclusions, il m'a suffi parfois de relier entre elles des observations en apparence disparates, voire contradictoires, déjà consignées dans la littérature ; plus souvent encore, j'ai tiré de l'oubli, en leur donnant leur importance réelle, des détails qui semblaient peu dignes d'être notés. Aussi me semble-t-il nécessaire et juste, avant de rattacher définitivement les résultats de cette étude aux idées développées dans l'Introduction, d'indiquer brièvement, dans l'œuvre de mes prédécesseurs, les constatations de fait dont j'ai pu tirer parti, en les complétant et en les précisant.

Un des points fondamentaux, est la démonstration des deux modalités différentes suivant lesquelles se forment le mésoblaste et la chorde pendant la céphalogénèse d'une part, la cormogénèse de l'autre. Elles ont échappé, surtout dans leur signification, à la plupart des auteurs, tout en ayant été entrevues néanmoins avec plus ou moins de clairvoyance par quelques-uns d'entre eux.

STRAHL (1), l'un des premiers auteurs qui aient soigneuse-

(1) H. STRAHL. Ueber die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantoïs der Eidechse. *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt*, 1881. — Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. *Ibidem*, 1882. —

ment étudié l'embryologie des Reptiles, après avoir décrit la formation du prolongement céphalique, l'ouverture dans la cavité sous-germinale du canal qui le parcourt, etc., a bien suivi le développement du mésoblaste et de la chorde pendant la cormogénèse. Il ajoute qu'à son extrémité antérieure, l'ébauche chordale, qui procède du prolongement céphalique, vient s'enclaver dans l'endoblaste vitellin, dont elle ne s'isolera que plus tard. Il a eu sous les yeux l'endoblaste céphalique, au stade où la plaque chordale y apparaît comme un épaississement médian, mais il n'a pas vu la partie mésoblastogène de cet endoblaste, et il a surtout fait erreur en lui assignant comme origine le feuillet interne primaire de l'embryon didermique. Strahl, dans tous ses travaux, est exclusivement objectif et extrêmement réservé dans ses conclusions. Toutefois, il insiste à diverses reprises sur l'existence des deux modes de formation de la chorde dorsale, et cette remarque ne doit pas être perdue de vue.

C. K. Hoffmann (1) a donné, lui aussi, quelques indications intéressantes. C'est ainsi qu'il a noté que *quand l'embryon s'allonge*, la chorde, mince au milieu du corps, s'épaissit en avant et en arrière. Ainsi exprimée cette observation démontre seulement que la croissance se fait d'avant en arrière et d'arrière en avant. Il en est de même de cet autre fait, connu depuis longtemps, que la chorde se remet en continuité avec l'hypoblaste à ses deux extrémités. Je les signale à titre d'indication.

En 1891, E. Mehnert (2) a publié un travail considérable sur le développement d'*Emys lutaria taurica*. Il ne distingue

---

Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. *Ibidem* 1883. —Ueber Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. *Ibidem* 1884. — Ueber Wachstumsvorgänge, etc. *Abhdl. d. Senkenberg. Naturforsch. Gesell.* 1884. — Zur Geschichte der Reptilien. Entwicklung. *Ergebnisse d. Anat. u. Entwick.*, Bd. I, 1891, Bd. III, 1894.

(1) C. K. Hoffmann. *Loc cit.*

(2) E. Mehnert. Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria tauaica. *Schwalbe's Morphol. Arbeiten*. Bd. I, 1891.

pas l'une de l'autre les régions céphalique et troncale, et cependant il est incontestable que certaines de ses figures et quelques passages de sa description ont trait, tantôt à l'endoblaste céphalique, tantôt à l'endoblaste troncal ; et comme il tente de tout rattacher à un même processus fondamental, il est tombé dans de nombreuses erreurs et confusions. Aussi son opinion que la chorde est mésodermique et que le mésoblaste se forme par une sorte d' « élimination » hors de la voute archentérique, est-elle tout à fait erronée, comme Will et Mitsukuri l'ont judicieusement remarqué ; enfin, quand, en concluant, il admet, conformément à la manière de voir d'Ed. van Beneden, que le prolongement céphalique forme la chorde, le mésoblaste et l'hypoblaste du tube digestif, il se trompe encore dans sa généralisation, attendu que ce n'est vrai que dans la tête seulement : le prolongement céphalique ressort exclusivement d'un processus de céphalogenèse.

La même année, Wenkebach (1) a fait paraître un travail court mais très important au point de vue qui m'occupe ici. Après avoir très bien décrit la formation du prolongement céphalique, l'ouverture dans la cavité sous-germinale du canal qui le traverse, etc., il déclare que le développement de la chorde et du mésoblaste n'est pas limité à la seule région où ce prolongement s'est étendu, mais qu'il se poursuit en avant d'elle, où il s'accomplit aux dépens du feuillet interne primitif de l'embryon à deux feuillets (endoblaste vitellin). Là, les cellules de l'endoblaste prolifèrent d'abord et se rangent en un épithélium cylindrique, puis la chorde au milieu, le mésoblaste latéralement, s'y différencient, et cela jusqu'à l'extrémité terminale de la tête. Wenkebach étendait ainsi aux Reptiles une observation déjà faite antérieurement chez *Sorex* par Hubrecht (2), et dès lors la partie chordo-méso-

---

(1) K. F. Wenkebach. Die Gastrulationsprozess bei Lacerta agilis. *Anat. Anz.* Bd. VI, 1891.

(2) A. A. W. Hubrecht. Studies in Mammalian Embryology. II. The development of the germinal layers of Sorex vulgaris. *Quart. Journ. micr. Sc.* v. 31, 1890.

blastogène de l'endoblaste vitellin de *Lacerta* pouvait être identifiée à ce que, *à cette époque*, HUBRECHT désignait, chez les Mammifères, sous le nom de plaque protochordale. On remarquera — soit dit en passant — qu'il y a une grande analogie entre cette manière de voir et celle que, beaucoup plus tard, MARCUS (1) a appliquée aux Gymnophiones. Elle offre pour moi cet intérêt considérable qu'elle reconnaît l'existence de deux zones bien distinctes, ou de deux étapes, dans la formation de mésoblaste et de la chorde dorsale. Il est certain que WENKEBACH a vu ce que j'ai appelé l'endoblaste céphalique, mais le nombre insuffisant de stades dont il disposait l'a trompé sur son origine : il ne se trouve pas au devant du prolongement céphalique, mais s'édifie, au contraire, aux dépens des matériaux de ce dernier. En résumé, si WENKEBACH s'est mépris au sujet de *l'origine* des régions, à lui revient le grand mérite d'en avoir, le premier, établi la réalité.

Dans le même ordre d'idées, les belles recherches de MITSUKURI (2) sont fort instructives. J'ai déjà signalé, au cours de mon exposé, la précision et l'exactitude de la description et des figures qu'il a données en 1896 au sujet de l'évolution de la partie postérieure du tronc. Mais il y a plus encore. En 1886, dans un travail publié en collaboration avec ISHIKAWA (3), puis en 1892, dans ses recherches personnelles sur *Clemmys japonica* et *Trionyx japonicus*, il a donné de l'endoblaste vacuolaire — qu'il appelle hypoblaste primaire — et de ses différenciations ultérieures, une

---

(1) H. MARCUS. *Loc. cit.*

(2) K. MITSUKURI. Further studies on the formation of the germinal layers in Chelonia. *Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Tokyo.* v. V. 1892. — On the process of Gastrulation in Chelonia. (Contribution to the embryology of Reptilia IV). *Ibidem* v. VI, Part. IV, 1894. — On the fate on the blastopore etc. (Contribution to the embryology of Reptilia V). *Ibidem.* v. X, Part. I, 1896.

(3) K. MITSUKURI AND ISHIKAWA On the formation of the germinal layers in Chelonia. *Quart. Journ. micr. Sc.* v. 27, 1886.

description qui ne diffère de la mienne que par des détails ; certains d'entre eux ont, il est vrai, une importance théorique considérable — tel le soi-disant diverticule cœlomique qui me paraît être artificiel. Il oppose le mésoblaste *gastral* qui se forme en ce point, au mésoblaste péristomal qui procède de la région blastoporale. Il est même revenu en 1894, chez *Chelonia caouana*, sur l'endoblaste vacuolaire, et a bien montré qu'il se transforme, *d'arrière en avant* en une bande d'épithélium cylindrique.

Au point de vue des faits, il y a entre les recherches de Mitsukuri et les miennes — recherches portant toutes deux d'ailleurs sur des embryons de Chéloniens — d'heureuses et multiples concordances. Malheureusement l'embryologiste japonais n'était préoccupé que du mode de formation des feuillets et de la chorde dorsale. Les questions de céphalogénèse et de cormogénèse ne se posaient pas pour lui, et il n'a pas pu tirer de ses observations toutes les conséquences qu'elles comportaient.

Si je passe maintenant aux travaux de Will (1), j'y trouve aussi quelques points qu'il est intéressant de retenir. On sait que chez le Gecko le prolongement céphalique est extrêmement long, et par conséquent d'une étude aisée ; Will dit très justement que la chorde toute entière procède de sa voûte. Il n'y a donc pas de plaque protochordale véritable, au sens où la comprend Wenkebach. Toutefois, chez *Tropidonotus*, Will a cru constater que « l'archenteron » (c'est son expression) se forme en partie aux dépens de la plaque primitive, en partie aux dépens de l'endoblaste vitellin. Will rapproche

---

(1) L. Will. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facetanus Schreib). *Zool. Jahrb. Abt f Anat u. Ont.* Bd. VI, 1893. — Die Anlage der Keimblätter bei der Menorquinischen Sumpfschildkröte (Cistudo lutaria). *Ibidem.* Bd. 6, 1893. — III. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (Lacerta). *Ibidem.* Bd IX, 1896. — Ueber die Verhältnisse des Urdarms und Canalis neurentericus bei der Ringelnatter (Tropidonotus natrix). *Biol. Centralbl.* Bd. 19, 1899.

ce processus de celui que Brauer a décrit chez les Gymnophiones ; je n'y fais aucune objection, à la condition qu'il soit entendu que cette partie vitelline de la voûte « archentérique » soit toute entière préchordale.

En ce qui concerne le développement du mésoblaste dans la région du prolongement céphalique, la description de Will a déjà si souvent été critiquée, qu'il est à peine nécessaire que je m'y arrête. Ses figures sont très schématiques, et trahissent trop le souci d'en tirer une interprétation ; je ne pourrais les comparer à aucune autre et je n'ai, pour ma part, rien vu d'analogue sur mes préparations.

Je signalerai encore, dans cette révision bibliographique, un travail de Dendy (1), sur *Sphenodon punctatus*. Le texte n'offre rien d'intéressant, mais je vois, sur les figures 22 à 34 de l'auteur — figures fort médiocres d'ailleurs — d'une part la chorde céphalique qui vient de s'isoler, avec sa mince couche de cellules plates sous-jacente, et d'autre part la chorde troncale reposant sur un hypoblaste vitellin typique. Cela suffit à montrer que ce que j'ai décrit chez *Chrysemys* n'est nullement un fait isolé parmi les Reptiles. J'en trouve une autre preuve encore dans l'étude de Schauinsland (2), qui porte aussi sur *Hatteria*. Quoique le texte ne soit pas très explicite, il en résulte sûrement qu'il y existe un mésoblaste céphalique, s'isolant de la même manière que chez les Chéloniens. On peut en dire autant de *Podocnemis*, d'après Vœltzkow (3). Mais dans ces derniers travaux, les descriptions sont si sommaires qu'elles ne peuvent être utilisées qu'à titre de simple indication.

---

(1) A. Dendy. Outlines of the development of the Tuatara. *Sphenodon (Hatteria) punctatus. Quart. Journ. micr. Sc.* v. 42, 1899.

(2) H. Schauinsland. Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. *Anat. Anz.* Bd. XV, 1899.

(3) Voeltzkow. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. II. Die Bildung der Keimblätter von *Podocnemis Madagascariensis* Grand. *Abhdl. d. Senkenberg. Naturforsch. Gesell.* Bd. XXVI, H. III, 1901.

O. HERTWIG (1), dans sa révision de la formation des feuillets chez les Reptiles, s'est exclusivement attaché à l'étude des régions voisines du blastopore, c'est à dire au tronc. Il estime que c'est là que les faits sont les plus clairs et par conséquent qu'eux seuls doivent intervenir dans tout essai d'interprétation. Et comme il passe directement de l'étude du prolongement céphalique des jeunes stades à celle de la cormogénèse, l'importance des détails de l'évolution du long endoblaste céphalique lui a échappé ; il les a manifestement considérés comme négligeables. Les figures d'O. HERTWIG sont très exactes, mais pour le tronc seulement. Tout ce que j'appelle la céphalogénèse, et le rôle qu'y joue le prolongement céphalique, ne sont visibles qu'en avant des régions où O. HERTWIG décrit la formation de la chorde et du mésoblaste. C'est là la cause essentielle, sinon unique, des divergences notables qui existent entre HERTWIG et moi.

Je signalerai enfin, pour être complet, un travail de SALVI (2). Bien que l'objet principal de ce travail diffère de ceux que je viens de citer, l'auteur signale, chez un embryon possédant un somite, l'existence dans la partie antérieure du corps, d'un « endoderme non différencié » avec lequel se fusionne la chorde dorsale. Cet endoderme non différencié, dont l'évolution s'achèvera d'ailleurs plus tard, n'est autre, ainsi qu'il ressort des figures de l'auteur, que l'extrémité craniale de mon endoblaste céphalique. C'est une confirmation de la réalité de son existence.

Jusqu'ici je n'ai envisagé que les Reptiles. Chez les Oiseaux,

(1) O. HERTWIG. Die Lehre von den Keimblättern etc. *Hdbuch d. vergleich. u. experimen. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltieren.* Bd. I, 1903. — Voir aussi les travaux antérieurs : Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. *Iena,* Fischer, 1893. — Urmund und Spina bifida, *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 39, 1892.

(2) G. SALVI. Untersuchungen über den präoralen Darm bei den Sauriern. (Gongylus ocellatus). *Anat. Hefte.* Bd. XXXI, 1906.

H. Rex (1) a décrit sous le nom de masse interépithéliale, l'endoblaste céphalique. Il est même très étendu chez le canard, et son rôle dans la formation du mésoblaste de la tête ressort des figures et du texte de Rex ; mais l'auteur, guidé dans ses recherches vers un tout autre but, ne nous dit rien de son origine, de sa topographie, ni de ses rapports avec le tronc. Nous savons qu'il existe ; à d'autres d'en éclairer la signification.

Chez les Mammifères, la présence de l'endoblaste céphalique n'est pas douteuse et j'ai la conviction que l'acrogénèse, la céphalogénèse et la cormogénèse s'y développent comme chez les Reptiles ; seulement, il faut déplorer la grande confusion qui règne actuellement dans la littérature, tant dans les choses que dans les termes qui les expriment.

Ce que Bonnet (2) a appelé la plaque complémentaire du prolongement céphalique (Ergänzungsplatte), ce que Hubrecht (3) nomme plaque protochordale, ce que J. T. Wilson et J. P. Hill (4) désignent sous le nom de « protochordal expansion », ce qu'enfin Tsukagushi (5) a tout récemment appelé, chez *Capra*, masse entodermo-mésodermique, tout cela est assimilable à la masse interépithéliale de Rex, et correspond, au moins partiellement, à l'ensemble formé par l'endoblaste céphalique et la plaque préchordale chez *Chrysemys*.

---

(1) H Rex. Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 50, 1897.

(2) R. Bonnet. Beiträge zur Embryologie des Hundes. Erste Fortsetzung. *Anat. Hefte.* Bd. XVI, 1901.

(3) A. A. W. Hubrecht. Voir, outre les travaux cités plus haut, de 1890, 1905 et 1908 : Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. *Verhdl. d. Konink. Akad. van Wetensch. Amsterdam*, 1902.

(4) J. T. Wilson and J. P. Hill. Observations on the development of Ornitorynchus. *Philos. Trans. of the royal Soc. of London.* Ser. B., v. 199, 1907.

(5) R. Tsukaguchi. Zur Entwicklungsgeschichte der Ziege (Capra hircus). *Anat. Hefte.* Bd. 46, 1912.

En effet, chez *Sorex* (Hubrecht), chez le chien (Bonnet). et probablement chez *Capra* (Tsukagushi), la plaque protochordale formerait bien l'extrémité de la chorde, et le mésoblaste de la tête antérieure, mais délimiterait en outre le cul-de-sac antérieur et la paroi ventrale de l'intestin préoral. Ceci indique bien qu'elle est une formation complexe, surtout si mes observations sur *Chrysemys* sont exactes. D'ailleurs Keibel (1) et — si je le comprends bien — Hubrecht dans ses derniers travaux, font en réalité, comme moi-même, de la plaque protochordale une plaque *préchordale* ; le premier de ces auteurs la fait même intervenir dans la constitution de la membrane pharyngienne — et je crois qu'il a raison — ; mais alors, il est évident que cette plaque préchordale n'est que la partie craniale de la plaque complémentaire ou protochordale (de *Sorex*) et que le restant n'est autre que l'endoblaste céphalique de *Chrysemys*. Toutefois, il n'est pas démontré que cet endoblaste procède, chez les Mammifères, du déploiement des parois du prolongement céphalique. Quelques observations tendent, cependant, à prouver que cette démonstration ne serait pas difficile à faire sur certains objets favorables. Wilson et Hill font de leur expansion protochordale un dérivé de la voûte archentérique, c'est à dire du prolongement céphalique et non pas de l'endoblaste vitellin ; Ed. van Beneden, dans son étude si complète de l'embryologie du murin, insiste sur le fait que la chorde toute entière provient de l'ébauche archentérique, (prolongement céphalique), et Keibel et O. Hertwig sont du même avis. Van Beneden a défendu depuis longtemps l'idée que, chez les Mammifères, l'hypoblaste du tube digestif procède du prolongement céphalique ; je reconnais que cette idée n'est pas appuyée sur des preuves suffisantes, mais je la crois néanmoins exacte, attendu qu'elle l'est sûrement dans la tête chez les Reptiles.

---

(1) F. Keibel. Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. *Ergebnisse d. Anat. u. Entwick.* Bd X, 1901. — Voir aussi *loc. cit* 1905.

Je n'ignore pas que la plupart des auteurs, suivant en cela HUBRECHT, KEIBEL et O. HERTWIG, font provenir l'hypoblaste définitif tout entier du feuillet interne de l'embryon didermique, et considèrent le prolongement céphalique comme une ébauche chordo-mésoblastique ; ils généralisent cette opinion et l'appliquent notamment aux Reptiles où, comme je l'ai montré, elle est inexacte. Je suis très tenté d'appliquer aux spécialistes de l'embryologie des Mammifères le reproche que je me suis permis d'adresser plus haut à O. HERTWIG. Après avoir scrupuleusement suivi la formation du prolongement céphalique, ils ont, en étudiant le développement du mésoblaste et de la chorde, fixé surtout leur attention sur le tronc. D'où l'inévitable confusion dans l'interprétation des faits. L'avenir montrera si, dans cette discussion, la vérité est de mon côté.

Si le lecteur a encore présente à la mémoire l'Introduction de ce travail, il n'éprouvera plus aucune difficulté, après ce que je viens de dire, à établir l'homologie entre les grandes étapes de l'ontogénèse chez les Reptiles et chez les Amphibiens. Dans les deux cas, les matériaux d'où procédera l'acrogénèse, tirent leur origine de la gastrulation. Chez les Reptiles, elle se réduit à un simple clivage qui isole les deux feuillets primaires de l'embryon : ectoblaste et endoblaste vitellin ; c'est aussi l'interprétation que HUBRECHT et KEIBEL en ont donnée chez les Mammifères. La cormogénèse, dans les deux cas aussi, résulte de l'entrée en activité d'une zone de croissance appositionnelle siégeant au devant et sur les côtés du canal neurentérique et qui utilise pour se former les matériaux contenus dans les lèvres blastoporales. Il est un peu plus compliqué d'établir l'homologie de la céphalogénèse ; il est certes logique de la supposer réelle, mais cela ne suffit évidemment pas. Chez les Amphibiens, la zone céphalogénétique de l'embryon résulte de la fermeture, dans le sens cranio-caudal, du blastopore et consiste, au début, dans ce que DE SÉLYS-LONGCHAMPS appelle la voûte deutentérique. Chez les Rep-

tiles, il n'y a pas d'évolution semblable du blastopore perceptible à nos yeux. Elle n'est qu'un postulat phylogénétique des plus probables. Mais le prolongement céphalique, qui est l'élément essentiel de la céphalogénèse, équivaut, par sa formation même, à une reconstitution secondaire — je dirais volontiers cénogénétique, si un usage abusif n'avait discrédité ce mot — de la voûte deutentérique. Sa destinée le prouve, et plus encore le canal dont il se creuse chez tous les Amniotes. Ce canal, en effet, n'est pas pour moi le rudiment de l'archenteron comme le croient VAN BENEDEN et bien d'autres : *il représente l'espace compris entre les lèvres du blastopore de l'*AMPHIOXUS *ou des Amphibiens. C'est pourquoi, dans le cours de ma description, je l'ai appelé canal blastoporal. Cet espace, chez les Amphibiens et les Cyclostomes, se confond dans le deutenteron* ; *chez les Amniotes, il accomplit une évolution analogue en s'ouvrant dans la cavité sous-germinale.*

Cette homologie étant établie, les considérations par lesquelles j'ai terminé mon étude en 1907 deviennent valables pour les Amniotes, et vraisemblablement pour tous les Craniotes ; il est superflu de les répéter ici. De même, l'exposé critique que j'ai donné dans l'Introduction des théories d'ASSHETON, de HUBRECHT et de DE LANGE, la démonstration que j'ai tenté de faire de leur insuffisance pour expliquer les étapes du développement des Amphibiens, s'appliquent *ipso facto* à celui des Reptiles ; je n'y reviendrai donc pas.

EXPLICATION DES PLANCHES

L'explication de toutes les figures se trouvant dans le texte, je me bornerai ici à quelques indications générales. Les figures 1 à 26 et 30 à 39 ont été dessinées au grossissement uniforme de 60 diamètres (Leitz obj. 3, tube rentré, oculaire chambre-claire de Leitz, dessin à la hauteur de la table de travail). Les figures 27 à 29 et 40 à 52 ont toutes été faites avec l'objectif IV de Leitz, tube rentré, oculaire chambre-claire de Leitz, dessin à la hauteur de la table de travail.

Planche XVIII.

Fig. 1 et 2. — Coupes sagittales d'un même embryon. (Collection : Embryon E.).

Fig. 3, 4 et 5. — Idem. Idem. (Collection : Embryon K.)

Fig. 6, 7, 8 et 9. — Coupes transversales, numérotées dans le sens cranio-caudal, d'un même embryon. (Collection : Embryon F.)

Fig. 10, 11, 12 et 13. — Idem. Idem. (Collection : Embryon H.)

Fig. 14, 15, 16, 17 et 18. — Idem. Idem. (Collection : Embryon L.)

Planche XIX.

Fig. 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25 et 26. — Coupes transversales, numérotées dans le sens cranio-caudal, d'un même embryon. (Collection : Embryon P.)

Fig. 27, 28 et 29. — Coupes transversales, numérotées dans le sens cranio-caudal, d'un embryon à peu près au même stade que les précédentes. (Collection : Embryon Q.)

Fig. 30, 31 et 32. — Coupes sagittales d'un même embryon. (Collection : Embryon N.)

Fig. 33 et 34. — Idem. (Collection : Embryon R.)

Fig. 35, 36 et 37. — Idem. (Collection : Embryon T.)

Fig. 38. — Coupe sagittale et un peu latérale d'un embryon plus âgé. (Collection : Embryon III.)

Planche XX

Fig. 39. — Coupe sagittale et un peu latérale d'un embryon possédant sept somites. (Collection : Embryon XV.)

Fig. 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47 et 48. — Coupes transversales, numérotées dans le sens cranio-caudal, d'un même embryon. (Collection : Embryon IV.)

Fig. 49. — Coupe transversale d'un embryon plus âgé, passant au niveau de la future membrane pharyngienne. (Collection : Embryon IX.)

Fig. 50. — Coupe transversale, passant par la partie postérieure de la zone céphalique. (Collection : Embryon X.)

Fig. 51. — Idem. Idem. (Collection : Embryon XI.)

Fig. 52. — Coupe transversale passant par l'extrémité postérieure de la région céphalique, et montrant la crête ganglionnaire du vague en dehors du 1er somite. L'embryon en possède 10. (Collection : Embryon XXIX).

Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*,

VON

OTTO LOUS MOHR

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kristiania und dem Institut d'Anatomie R. Warocqué, Université de Bruxelles).

Mit Tafel XXI-XXV und 9 Textfiguren.

I. Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung ist im Frühling 1913 in dem anatomischen Institut der Universität Kristiania angefangen worden. Wir beschäftigten uns damals damit, aus eigener Beobachtung der Präparate uns in den Chromosomen- und Reduktionsfragen zu orientieren, und Herr und Frau Prof. Dr. K. E. SCHREINER hatten mit der grössten Liebenswürdigkeit ihre schönen Sammlungen zu unserer Verfügung gestellt.

Unter diesen Präparaten fanden sich auch mehrere Hodenserien von *Locusta viridissima*, die noch nicht bearbeitet worden waren. Die überaus klaren und übersichtlichen Bilder, welche die Testikeln dieser Orthopterenspecies darboten, fesselten in besonderem Grade unser Interesse, und als die genannten Forscher uns die Präparate zur Bearbeitung überliessen, entschlossen wir uns das Material einer näheren Untersuchung zu unterwerfen.

Da die in der SCHREINER'schen Sammlung vorhandenen Präparate im Monate August gesammelt waren und deshalb

Mémoire déposé au mois du février 1914.

kaum Spermatogonienbilder vorwiesen, haben wir im Laufe des Sommers 1913 während eines Aufenthalts an der biologischen Station in Dröbak das Material durch ausgedehnte Einsammlungen besonders von jüngeren Larvenstadien ergänzt. Die Untersuchungen sind unterdessen fortgesetzt und im Winter im anatomischen Institut RAOUL WAROCQUÉ der Universität Bruxelles zu Ende gebracht.

Zwar lag in der Literatur schon eine ausfürliche Monographie über denselben Gegenstand vor (HEINRICH Otte (07)). Es wurde uns aber bald klar, dass unsere Beobachtungen auf mehreren wenn nicht auf den meisten wichtigeren Punkten zu anderen und oft ganz entgegengesetzten Resultaten leiten würden. Bei einer vorläufigen Orientierung in der angrenzenden Literatur sahen wir auch, dass die Deutungen des genannten Verfassers schon wiederholt von einer Reihe von Forschern, die mit einem verwandten Material gearbeitet haben, bezweifelt worden waren. Wir nennen beispielsweise Mc. CLUNG (08, S. 260, u. f.), BUCHNER (09, S. 346, u. f.), VEJDOVSKY (11-12, S. 50) und DAVIS (08, S. 132, u. f.). Auch GRÉGOIRE (10, S. 305, 306) gibt eine Kritik der Deutung OTTES, die er in der GRUPPE « Interprétation spéciale de nature complexe » hinfürt.

Anderseits finden sich auch Autoren, die besonders in zusammenfassenden Uebersichten, ohne im Uebrigen dazu Stellung zu nehmen, die Resultate OTTES anführen (FICK 07, S. 39).

Vorausgesetzt, dass diese Resultate, wie die erst erwähnten Verfasser es meinen, auf wichtigeren Hauptpunkten einer tiefgehenden Korrektur bedürfen, werden sie, solange eine solche fehlt, dazu beitragen, die schon bisher reichlich vorhandene Verwirrung noch zu erhöhen.

Es schien uns unter diesen Umständen zweckmässig das von OTTE untersuchte Objekt einer Revision zu unterwerfen. Je mehr wir aber in den Stoff hereindrangen, wurde es uns klar, dass unsere Untersuchungen nicht den Charakter einer Revision bekommen würden. Vielmehr sahen wir uns

gezwungen, der ganzen Frage der Samenreifung bei *Locusta viridissima* eine durchaus neue Bearbeitung zu widmen.

Wir bedauern, dass die beständige Vergleichung mit den von OTTE erreichten Resultaten den Gang unserer Beschreibung etwas stört und oft unseren Anführungen einen polemischen Charakter gibt, den sie in sich selbst nicht beabsichtigen.

* * *

Wenn wir uns das Ziel setzen die Chromatinverhältnisse während der Samenreifung einer Orthopterenspecies zu untersuchen, so befinden wir uns auf einem der klassischen Gebiete der Spermatologie.

Nicht nur repräsentiert das Studium der Geschlechtszellen dieser Inesktordnung wohl ein von den Feldern, wo die zahlreichsten Einzeluntersuchungen innerhalb eines verhältnissmässig engen Bezirks gesammelt sind, sondern es ist auch eine Reihe der Entdeckungen, die in den späteren Jahren das Interesse der Cytologen vorzüglich gefesselt haben, teils im Orthopterenmateriale selbst gemacht, teils durch grundlegende Untersuchungen hier beleuchtet und weiter geführt worden.

Wir nennen hier nur beispielsweise die Arbeiten von Mc. CLUNG und seiner Schule und erinnern daran, welche bahnbrechende Bedeutung diese Studien für so centrale Fragen wie die der Heterochromosomen und für die Individualitätslehre gehabt haben.

Wir halten es für ganz nutzlos eine gesammelte Uebersicht über die vielen Fragen und Streitfragen der Spermatologie unserer Zeit hier noch einmal zu geben. Dies ist so oft in den verschiedenen Arbeiten geschehen und die Problemstellung ist allgemein bekannt. Versuchen wir nur rein kursorich den jetzigen Stand der Fragen zu skizzieren :

Nachdem sich die Meinungsunterschiede über den *centralen Punkt, nämlich den Reduktionsmodus des Chromatins*, zu der scharfen Polemik zwischen den Forschern FICK, MEVES, GOLD-

SCHMIDT auf der einen, SCHREINERS und GRÉGOIRE auf der anderen Seite zugespitzt hatte, scheint einige Ruhe über die streitigen Meinungen gekommen zu sein.

Der Streit war aber von Nutzen gewesen. Er hatte ein helles Licht über die strittige Sache geworfen, und alle die nachfolgenden Arbeiten widmen der Frage eingehende Prüfung. Wir werden uns später während unserer Untersuchung dieses Stadiums bei Locusta mit dem Konjugationsproblem näher beschäftigen. Hier sei nur gesagt, dass der, welcher der nachfolgenden spermatologischen Literatur zu folgen versucht, zu dem Eindruck kommt, dass die Zeit immer mehr den letztgenannten Forschern Recht gibt.

Zwar entstehen fortwährend neue Arbeiten, die von der Lehre der parallelen Konjugation Abstand nehmen. Auf der anderen Seite wiegt es aber sehr schwer, dass nicht nur WILSON sich in seinen «Studies on Chromosoms VIII» (12, S. 398) dieser Lehre anschliesst, sondern vielleicht noch mehr, dass auch MONTGOMERY, welcher selbst die Lehre von der end-to-end-Konjugation aufgestellt hat, im Jahre 1911 zu den Gegnern übergegangen ist (11, S. 753, u. f.).

Eine andere Frage, die sich fortwährend in den Vordergrund der spermatologischen Forschung stellt, ist *die Frage nach der Natur und den Gestaltverhältnissen der Heterochromosomen.* Was in dieser Beziehung die Forscher, die mit Orthopterenmaterial gearbeitet haben, besonders beschäftigt hat, ist erstens die Frage nach dem Verhalten des Heterochromosoms während der Reifeteilungen, zweitens die von den einzelnen Autoren in sehr verschiedener Weise beschriebenen und auf verschiedene Weise aufgefassten Gestaltveränderungen des Heterochromosoms besonders in den Spermatocyten erster Ordnung. Zu welchen fruchtbaren theoretischen Betrachtungen das Studium der Heterochromosomen hingeführt hat, ist allgemein bekannt.

Noch ein drittes Problem, das zur Zeit aktuell ist, wollen wir hier erwähnen, nämlich das von BONNEVIE und VEJDOVSKY aufgestellte *von der Spiralstruktur der Chromosomen.*

Auch nicht in der Diskussion über die zu den Namen RABL und BOVERI angeknüpfte *Lehre von der Individualität der Chromosomen* scheint noch trotz der Menge der Untersuchungen das letzte Wort gesagt zu sein.

Die sehr verschiedenen Auffassungen dieser centralen Fragen haben sich alle trotz der grossen Einartigkeit des Materials nichtsdestoweniger treu in den Orthopterenarbeiten abgespiegelt. DAVIS konnte deshalb mit Recht (08, S. 60) sagen : « There is probably no other group in which such radically opposed conclusions have been reached by different investigators ».

Um Wiederhohlungen zu vermeiden, werden wir alle diese Deutungen, soweit sie in der Literatur erörtert werden, in Verbindung mit unseren eigenen Untersuchungen behandeln.

Schliesslich erwähnen wir nur, dass wir ein *besonderes Gewicht auf das Studium der Spermatogonien* gelegt haben. Die Behandlung dieses Kapitels ist bis jetzt in der ganzen Orthopterenliteratur sehr lückenhaft. Und somit ist wohl hier unsere Arbeit die erste, in welcher der ganzen Entwicklung der Geschlechtzellen bis auf die Vollendung der Chromatinreifung ununterbrochen gefolgt worden ist. Während unserer Bestrebungen dafür, die ganze Serie der Entwicklungsstadien in eine lückenlose Kette zu knüpfen, hat es sich als ein ausserordentlich günstiges Verhalten gezeigt, dass in den Zellen von *Locusta viridissima* ein Autosomenpaar von den anderen sich nicht nur in Grösse sondern auch in Form in sehr charakteristischer Weise unterscheidet, was für uns ein unschätzbarer Leitfaden durch alle Verwickelungen der Chromatinreifung gewesen ist.

Was unsere *Bibliographie* anlangt, haben wir es nicht für nötig gehalten, ein Verzeichniss der ganzen Literatur, mit welcher man heutzutag bei der Bearbeitung einer spermatologischen Frage in Berührung kommt, nochmals aufzustellen. Gute Literaturverzeichnisse findet man in mehreren der neueren Arbeiten über die Spermiogenese bei den Orthopteren.

Beispielsweise seien hier nur erwähnt die Arbeiten von Davis (08), Gérard (09) und Vejdovsky(11-12).

Dagegen haben wir es für mehr zweckmässig gehalten ein möglichst vollständiges Verzeichniss der gesammelten schon recht zahlreichen Arbeiten über die *Orthopteren*spermiogenese zu geben. Als Anhang haben wir dann eine Liste über die übrigen spermatologischen Arbeiten, die für die vorliegende Arbeit von besonderem Interesse waren, oder welche citiert sind, beigefügt.

* * *

Es ist uns hier ein Bedürfniss, eine Dankesschuld abzutragen.

Wir danken zunächst Herrn und Frau Prof. Dr. K. E. Schreiner für die überaus liebenswürdige Weise, in der sie uns ihr Material zur Verfügung gestellt haben.

Ganz besonders müssen wir Herrn Prof. Schreiner unseren herzlichsten Dank aussprechen, sowohl für die reiche theoretische wie praktische Anleitung, die stets unserer Arbeit zugute gekommen ist, wie für die Unterstüzung mit der erforderlichen Literatur, und für das anregende und unermüdliche Interesse, mit welchem er unseren Untersuchungen gefolgt ist.

Auch möchten wir Herrn Prof. Dr. A. Brachet bitten unseren wärmsten Dank entgegenzunehmen, nicht nur für die grosse Liebenswürdigkeit, mit der er uns in seinem Laboratorium die besten Arbeitsbedingungen gegeben hat, sondern auch für die freundliche Unterstützung mit der Literatur und endlich nicht am wenigsten für das grosse Entgegenkommen mit dem er seine spermatologischen Präparatsammlungen zu unserer Verfügung gestellt hat und uns stets in jeder Weise bei unserer Arbeit mit den wertvollsten Ratschlägen behilflich gewesen ist.

II. Material und Methoden.

Das untersuchte Material ist ohne Ausnahme an der biologischen Station in Dröbak gesammelt, teils im August

1905 aber zum grössten Teil im vorigen Sommer in der letzten Hälfte des Juni und im Monate Juli.

Es liegt uns daran gleich darauf aufmerksam zu machen, dass es sich dringend notwendig gezeigt hat, schon im Frühsommer die Testikeln zu fixieren. Wenn man in beinahe allen Arbeiten über die Spermatogenese bei den Orthopteren die Spermatogonien so verhältnissmässig stiefmütterlich behandelt findet, so ist die Erklärung zweifellos darin zu suchen, dass das Material in zu später Jahreszeit gesammelt ist. Zwar kommen sogar im Herbst in den Hoden Spermatogonien vor ; aber sie sind so verhältnissmässig spärlich vorhanden, dass sie nicht eine systematische Untersuchung der nach einander folgenden Stadien gestatten.

Es ist unumgänglich notwendig schon die jungen Larvenhoden zu sammeln. Bereits in diesen nimmt die Region der Spermatogonien nur einen sehr beschränkten Teil des Hodens ein.

Aus Ottes Zeichnungen geht es klar hervor, dass sein Material, welches im Monate August fixiert war, beiweitem nicht hinreichende Spermatogonien aufweist. Und Buchner, der die Tiere in den Monaten August und September, « also während des Höhepunktes ihrer Brunstzeit » gefangen hat, sagt selbst (09, S. 338) von den Spermatogonien : « So notwendig ein eingehenderes Studium dieser meist recht kurz abgetane Periode auch erscheint, konnte dies an dem mir vorliegenden Material doch nicht in dem notwendigen Umfange geschehen. Wie schon erwähnt fanden sich nur in den allerletzten Enden der Schlauche in recht geringer Anzahl Spermatogonien. Dazu kam noch, dass diese häufig mit degenerativen Elementen durchsetzt waren. » Anderseits hat Sutton, welcher « *The Spermatogonial Divisions in Brachystola magna* » zum Gegenstand seiner sehr wertvollen Monographie gemacht hat, sein Material « about the first of July » gesammelt (00, S. 36.). Nichtsdestoweniger sagt er in seiner nächsten Arbeit (02, S. 24) « The first generation of secondary spermatogonia, which is the earlyest germ cells I have been able to obtain in Brachystola ».

Es war uns ferner auch auffallend, wie viel leichter die im Larvenhoden relativ reichlich vorhandenen Spermatogonien sich mit günstigem Resultat fixieren liessen, als dies in den Testikeln älterer Tiere der Fall war. Tatsächlich hatten die hier spärlichen und sehr zusammengedrängten Spermatogonien eine Tendenz, eine nicht befriedigende Fixierung aufzuweisen und dies zwar in Präparaten bei denen gleichzeitig die Spermatocyten und Spermatiden die schönsten Bilder ergaben.

Die Hoden finden sich bei *Locusta viridissima* wie zwei paarige, gelbe oder hellgrüne, bohnenförmige Organe im vorderen Teil des Abdomens. Um sie schnell in die Fixierungsflüssigkeit zu bringen, sind wir folgendermassen vorgegangen:

Das Tier wurde in Chloroformnarkose auf den Rücken gebracht und mittelst Insektnadeln ausgespannt. Mit einer kleinen Schere wurde das Abdomen der Länge nach geöffnet. Mit einer Pincette lässt sich dann der Digestionstractus im Zusammenhang entfernen, und jetzt bleiben nur die beiden Testikeln im Abdomen zurück. Sie lassen sich leicht von den Trachéenrörchen, die sie umspinnen, befreien, worauf sie mit einem kleinen Spatel direkt in die Fixierungsflüssigkeit gebracht werden.

Von *Fixierungsflüssigkeiten* wurde eine Reihe geprüft. Die bei weitem schönsten Bilder wurden mit der HERMANN'schen Flüssigkeit erzielt. Diese wurde teils in der gewöhnlichen Zusammensetzung, die in den Handbüchern angegeben wird, teils in oft bedeutend schwächerer Koncentration angewandt. Es war auch zweckmässig eine verschiedene Länge der Einwirkungsdauer zu versuchen. Die Testikeln wurden deshalb von 4 bis 12 Stunden lang in dieser Flüssigkeit gelassen.

Neben der HERMANN'schen Flüssigkeit zeigte sich auch die FLEMMING'sche besonders für einzelnen Stadien der Spermatogonien sehr günstig. Da es zuerst unsere Absicht war auch die Mitochondrienfrage einem Studium zu unterwerfen, wurde besonders das von BENDA modifizierte Verfahren gebraucht. Aus demselben Grund wurden auch nach

den Methoden ALTMANN's und REGAUD's Material fixiert. Allein verschiedene Verhältnisse haben uns gezwungen, unsere Aufgabe in einem Studium der Chromatinverhältnisse zu verdichten.

Es ist uns von Interesse gewesen durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. BRACHET die Gelegenheit gehabt zu haben, die nach BOUIN fixierten Locustapräparate in seiner Sammlung zu studieren.

Neben den hier besprochenen Fixierungen verfügen wir auch über Präparate, die nach TELLYESNICZKI und nach ZENKER fixiert sind. Diese Flüssigkeiten haben sich für die Locustahoden nicht besonders vorteilhaft gezeigt.

Die Einbettung geschah durch Xylol oder durch Chloroform, welch letzteres besonders für die nach HERMANN fixierten Testikeln sehr schöne Präparate gab.

Die untersuchten Schnitte haben alle eine Dicke von 5 μ.

Was unsere *Färbungen* anlangt, so haben wir prinzipiell das HEIDENHAIN'sche Eisen-Hämatoxylinverfahren angewandt, teils allein, teils mit der besonders von VEJDOVSKY so stark empfohlenen nachträglichen Tinktion mit Lichtgrün. Bezüglich der letzt genannten Methode ist nach unseren Erfahrungen zu sagen, dass sie mitweilen recht vorteilhaft ist, weil sie die sog. plasmatischen Differenzierungen besser hervortreten lässt. Wenn aber VEJDOVSKY (11-12, S. 43, 60) besonders für das Studium einzelner Stadien diese Kombination fast als allein seligmachend hinstellt, können wir ihm nicht folgen. Auch ohne die nachträgliche Lichtgrüntinktion lassen sich die fraglichen Stadien sehr klar und überzeugend studieren.

Von anderen Färbungsmethoden haben wir auch nach VEJDOVSKY's Emfehlung das Brasilin verwendet. Wir müssen aber zugeben, dass diese Methode in unseren Händen nicht zu « aüsserst befriedigenden Resultaten » (VEJDOVSKY, 11-12, S. 41) geführt hat. Von einem Vergleich mit unseren Eisen-Hämatoxylinpräparaten kann gar nicht die Rede sein.

Wir müssen aber betonen, dass Vejdovsky's Charakteristik (S. 41) seiner Eisen-Hämatoxylinpräparaten : « An Schnittserien lassen sich die mit E.-H. gefärbten Fäden auf die Struktur hin nur stellenweise und nicht ganz überzeugend erkennen » gar nicht auf unsere Präparate Anwendung findet.

Von einer dritten Färbungsmethode : Safraninfärbung mit darauf folgender Methylviolett-tinktion sagt Vejdovsky (11-12, S. 41) : « Bei der nachfolgenden fortschreitenden Anachromase erschienen die Autosomen aus zwei distinkt unterscheidbaren Substansen bestehend, nämlich aus dem rosa sich färbenden Lininsubstrat und dem äusserlich gedrehten himmelblau gefärbten spiraligen Chromonem. Die Monosomen waren ausnahmslos intensiv rot gefärbt. Diese warhaft herrlichen Präparate behielten ihre Färbung etwa ein Jahr, verblassten aber nachher derart, dass heute nur schwache Spuren der gewesenen Schönheit kenntlich sind. Und noch schlimmer ist der Umstand, dass die wiederholten Versuche dieselben herrlichen Färbungsresultate mit Safranin-Mehtylviolett zu erzielen, ganz versagten ».

Zu dem letzten Resultat haben uns auch die unsrigen Versuche mit dieser Färbungsmethode geführt. Auch scheint uns das Safranin für Chromosomenfärbung nicht vorteilhaft zu sein, weil der starke Schimmer der Farbe das Studium der Chromosomendetaillen sehr stört.

Als einen sehr wichtigen Punkt erwähnen wir endlich die *Abdifferenzierung.* Wir können nicht stark genug betonen, dass besonders für das Studium des Heterochromosoms eine starke Abdifferenzierung notwendig ist. Dieser Körper nimmt in allen Stadien besonders begierig die Farbe auf, und es ist, um der sehr interessanten Entwicklung, welche dieser Körper durchmacht, folgen zu können, unbedingt notwending, die Differenzierung nach dieser Tatsache zu richten.

Wenn wir uns bei diesen technischen Fragen ziemlich ausführlich aufgehalten haben, so hat dies erstens darin seine Erklärung, dass auch wir in unserem Material eine gute

Gelegenheit gehabt haben, die von Vejdovsky so detailliert besprochene Spiralstruktur der Chromosomen zu studieren. Zweitens haben wir es für notwendig gehalten, weil wir nur nach diesem Verfahren—besonders der starken Abdifferenzierung — die von uns beschriebene Entwicklung des Heterochromosoms haben verfolgen können.

In unserer Arbeit ist auf die *Zeichnungen* ein besonderer Wert gelegt. Nicht allein schien es uns nämlich in einer Reihe der vorliegenden Chromosomenarbeiten ein Mangel zu sein, dass sich die Verfasser oft mit verhältnissmässig spärlichen Zeichnungen begnügen, so dass die Seriierung der einzelnen Stadien recht lückenhaft wird und zu Missdeutungen Veranlassung gibt. Es war uns aber auch klar, dass die bis jetzt fast allgemein angewandte Methode, nur *einen* Schnitt der betreffenden Zelle abzubilden und nicht dieselbe Zelle in den Nachbarschnitten zu verfolgen, für die Lösung mancher Fragen als unzureichend bezeichnet werden muss. Oft mit grosser Mühe haben wir uns deshalb bestrebt, da wo es von besonderer Bedeutung war, Zellen aufzufinden bei denen nicht nur der Hauptschnitt, sondern auch die Nachbarschnitte klare Bilder für die Zeichnung darboten. Dies gilt in erster Linie von den Stadien, welche für die Auffassung der beiden Reifungsteilungen von besonderer Bedeutung sind.

Ferner ist es unser unabweichliches Prinzip gewesen *sämmtliche* im Zellkern vorhandenen Detaillen zu zeichnen. Nie ist etwas der Klarheit wegen ausgelassen. Wenn dies wünschenswert schien, ist eine solche « Korrektur » jedoch niemals vorgenommen. Immer sind in solchen Fällen neue Zellen aufgesucht worden, welche die erwünschten Züge zu zeichnen erlauben, ohne dem objektiven Bild irgendwie Gewalt anzutun.

Schliesslich ist bezüglich der beim Zeichnen angewandten Methode darauf aufmerksam zu machen, dass wir durch die verschiedene Töne im Schwarz die Niveauunterschiede im Schnitt zu bezeichnen versucht haben ; und zwar in der Weise, dass die Zellbestandteile, welche sich in einem hohen Plan

befinden, stets tief schwarz gezeichnet sind, während die in tieferen Plänen liegenden mit helleren Tönen wiedergegeben sind. Demselben Niveau im Zellleib entspricht also immer möglichst derselbe Farbton.

Hieraus geht hervor, dass manchmal ein Farbenunterschied im Präparat nicht gleichzeitig in der Zeichnung seinen Ausdruck findet. Ein vielleicht schwach gefärbter Nucleolus kann z. B., wenn er seinen Platz im höheren Teil des Kerns hat, in der Zeichnung zu tief schwarz hervortreten. In diesem Falle wird aber immer im Text darauf aufmerksam gemacht.

III. Bau der Hoden bei *Locusta viridissima*.

Ueber den Bau der Hoden bei *Locusta viridissima* werden wir uns kurz fassen. Unsere Befunde stimmen hier völlig mit den von OTTE beschriebenen überein. Wir haben mit einem typischen Orthopterentestikel zu tun, im Prinzip ganz ähnlich dem von DE SINÉTY (01) bei *Leptynia attenuata* (fig. 72) von DAVIS (08) bei *Dissosteira Carolina* (fig. A) abgebildeten und dem von VEJDOVSKY (11-12) bei *Decticus verrucivorus* beschriebenen — um einige Beispiele zu nennen.

Wir finden denselben Aufbau von zahlreichen schlauchförmigen Follikeln, die wieder in Einzelcysten durch Bindegewebssepta eingeteilt sind.

Die Cysten enthalten Geschlechtszellen, die in derselben Cyste immer auf beinahe demselben Entwicklungsstadium stehen, und die Stadien sind in der Weise in dem gemeinsamen Schlauch verteilt, dass die Spermatogonien das proximale (blinde) Ende aufnehmen, während die distal gelegenen Cysten mit ganz oder beinahe entwickelten Spermatozoen gefüllt sind. Diese Verteilung ist ganz gesetzmässig, wie OTTE es ausdrückt : « Zwischen zwei Cysten mit beliebigen Stadien kann nur eine Cyste liegen, deren Stadium in der Entwicklung zwischen diesen steht. »

Wir haben gesagt, dass die Geschlechtszellen in einer Cyste sich « beinahe » in demselben Stadium befinden. Die verschie-

denen Phasen einer Zellteilung *können* sich, zum Beispiel, gleichzeitig in einer Cyste vorfinden. Immer ist jedoch ein Stadium das in der betreffenden Cyste dominierende, und die Zellen, die eine angrezende Phase aufweisen, sind relativ spärlich vorhanden.

Es geht aus unseren Untersuchungen hervor, dass dies Verhalten von der Jahreszeit etwas abhängig ist. Im Frühling ist wahrscheinlich infolge einer schnelleren Teilung der Zellen das Auftreten nahestehender Stadien in derselben Cyste entschieden häufiger als im Herbst. Wie wir es später besprechen werden, können wir in einigen der im Frühling fixierten Hoden Ana-und Telophasen der ersten zusammen mit Interkinesebildern und Pro- und Metaphasen der zweiten Reifeteilung in derselben Cyste vorfinden. Dies haben wir niemals in dem im Herbst fixierten Material nachweisen können.

Es ist überflüssig hier zu betonen, von welcher Beudeutung die Eigentümlichkeit im Bau des Hodens ist. Die Einteilung in Cysten garantiert die richtige Seriierung der Stadien, und der kleine Unterschied in der Entwicklung innerhalb derselben Cyste erleichtert bei vergleichender Untersuchung eine unzweifelhaft korrekte Anknüpfung des einen Stadiums an die anderen.

Ueber die Bindegewebszellen, die die Testikeln und Einzelcysten umgeben, möchten wir einige Worte sagen : Ihre durchsichtig klaren Kerne sind besonders an dem proximalen Ende des Follikels reichlich vorhanden. Bei Locusta sind sie von runder oder ovaler Form und die Kernmembrane ist scharf und distinkt ausgesprochen. Der durchsichtige Kern ist von unregelmässigen Chromatinbrocken und Zügen durchsetzt. Diese zeigen eine Tendenz, sich an der Peripherie des Zellkerns in reichlicherer Menge zu sammeln und lassen dadurch den mehr oder weniger central gelegenen, rundlichen, durch Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbten Nucleolus in allen Zellen klar hervortreten. Durch ihre mindere Grösse lassen sich diese Ruhekerne von den Spermatogonien leicht

unterscheiden, da die letzteren jene immer am Umfang bedeutend übertreffen.

Gegen das distale Ende des Follikelschlauches sind diese Bindegewebskerne mehr in die Länge gezogen, zeigen aber im Uebrigen denselben Charakter. Sie sind hier spärlicher vorhanden und werden zerstreut in der Follikelwand und da, wo mehrere Cystenwände zusammenstossen, angetroffen.

Auf einen Vorgang müssen wir indessen aufmerksam machen. Die Bindegewebszellen untergehen nicht selten mitotischen Teilungen, und man trifft oft sehr klare Bilder von den verschiedenen Teilungsphasen in der Cysten- oder in der Follikelwand. Von besonderem Interesse ist dabei der Umstand, dass die Zellen, während sie sich zu Teilungen vorbereiten, immer an Grösse bedeutend zunehmen und zwar oft in einem solchen Grade, dass sie die benachbarten Geschlechtszellen weit übertreffen. Ja, sie können zu reinen Riesenzellen heranwachsen, die in drei Nachbarschnitten verfolgt werden müssen.

Wir wollen nach diesen Bemerkungen hier einzelne Aüsserungen Sutton's citieren. Er sagt (00, S. 140) : « It would hardly be surmised, that the nuclei of the cyst walls are formed from the same source as the germ-cells themselves, but nevertheless there ist strong evidence to show, that such is the case. » Und S. 148 : « The cyst membranes have nuclei, as reported by many, but they are identical with those of the resting primary spermatogonia. » S. 155 summiert er : « Most of the primary spermatogonia ultimately produce spermatozoa, but a few remain in the resting stage and, moving with the mature cysts toward the vas deferens, supply these membranes with nourishment. »

Aus Sutton's Beschreibung scheint es hervorzugehen, dass er aus der Beobachtung ruhender Kerne diesen Satz aufgestellt hat. Wäre es nach einem Studium der hier erwähnten Mitosenbilder geschehen, so hätte man es verstehen können. Denn *sie* können tatsächlich in einzelnen Stadien denjenigen der primären Spermatogonien sehr ähnlich sein,

obwohl eine Verwechslung immer leicht zu vermeiden ist. Wir sind nach unseren Studien der Bindegewebszellen nicht im Zweifel, dass SUTTON's Behauptung hier auf einer Missdeutung beruht.

IV. Die Vermehrungsperiode.

Während allem, was die Spermatocyten und die Reifeteillungen anlangt, in der Spermatologie, wie leicht verständlich, die grösste Aufmerksamkeit gewidmet ist, gilt dies bei weitem nicht für das Studium der Spermatogonien.

Dies findet teils darin seine Erklärung, dass das Interesse für die Reifungsperiode in vielen Arbeiten ganz absorbierend worden ist, teils gestehen zwar die Verfasser zu, dass eine genaue Untersuchung der Spermatogonien von der grössten Bedeutung wäre, und sie bedauern nur, dass die betreffenden Stadien in ihrem Material nicht hinreichend repräsentiert sind. Das letzte gilt von vielen Arbeiten der Orthopterenspermatogenese. Wir haben schon früher in dieser Hinsicht die Arbeiten OTTE's und BUCHNER's erwähnt. Hier nennen wir ferner die diesbezüglichen Aüsserungen DE SINÉTY's (01, S. 207) und VEJDOSKY's. Der letztgenannte Verfasser, welcher diesen Stadien ein recht eingehendes Studium gewidmet hat, sagt (11-12, S. 42) von seinem Material: « Die frühesten mir zu Gebote stehenden Stadien gestalteten sich als Scheitelcysten der Hodenfollikel, in denen man etwa 16 sekundären Spermatogonien feststellen konnte. »

Denselben Einwand kann man auch den meisten Forschern gegenüber machen, die sich mit der Spermatogonienentwicklung beschäftigt haben. Die Folge dieses Umstandes ist es wieder, dass in dieser Hinsicht in der Literatur eine grosse Verwirrung herrscht. Und für denjenigen, der den jetzigen Stand der Frage zu kennen wünscht, ist es sehr schwer eine Leitschnur durch die Verwickelungen zu finden.

Gehen wir von der Orthopterenliteratur aus, so finden wir zwar, dass eine Reihe von den Vefassern von sogenannten *primären* und *sekundären* Spermatogonien spricht, welche

Bezeichnungen zuerst von Mc. GREGOR in seiner Arbeit über *Amphiuma* (99) angewandt wurden.

Wenn wir aber die Beschreibung lesen und die begleitenden Zeichnungen betrachten, verstehen wir, dass die Sonderung zwischen den beiden Arten bei weitem nicht klar ist.

Was erstens OTTE anlangt, dessen Arbeit uns besonders interessiert, sondert er gar nicht zwischen primären und sekundären Spermatogonien und nimmt seinen Ausgangspunkt von Spermatogonien, die zweifellos zu den letzteren gerechnet werden müssen.

Einer der ersten Verfasser, der die Frage einer eingehenden Untersuchung unterwirft, ist SUTTON, der in seiner erwähnten Monographie die Einteilung Mc GREGOR's annimmt, indem er, wie dieser, die beiden Kathegorien dadurch unterscheidet, dass nur die sekundären von einer gemeinsamen « Cyst membran » umgeben sind.

Bekanntlich ist SUTTON in dieser Arbeit (00, S. 135) der erste, welcher auch « the presence in a certain stage » d. h. in den Spermatogonien « of a distinct membrane around each chromosome and the absence of any general nuclear membrane » beschreibt. Auch dies Verhalten sucht er für die Distinktion zwischen den beiden Spermatogonienkathegorien zu verwenden. Er summiert (S. 139) seine Definition in folgender Weise :

« The chief distinguisching characteristics of the secondary spermatogonia are the presense of a cyst membrane around the groups in which they are arranged and the appearence of the distinct chromosomic vesicles in place of the common nuclear membrane. The two cell cyst therefore, marks the transformation. »

Dass aber seine Definition die Schwierigkeiten nicht gelöst hat, geht aus folgendem Ausspruch in seiner nächsten Arbeit klar hervor : Die erste Generation der sekundären Spermatogonien ist « in my former paper » — « erroneously described as the last generation of primary spermatogonia » (02, S. 25).

DAVIS glaubt (08, S. 68), dass « the cells which he (SUTTON) at first took to be primary spermagonia later to be the first generation of secondary spermatogonia are all, in reality, connective tissue cells ».

Was den letzten Verfasser selbst anlangt, dem wir eine der grössten und in vielen Hinsichten gründlichsten Arbeiten über die Orthopterenspermiogenese verdanken, gebraucht er (08, S. 68) « the investiment of spermatogonia by cyst cells » als Chriterium des Ueberganges von primären in sekundäre Spermatogonien.

Wie später dargelegt, finden wir zwar bei *Locusta viridissima* zwei Sorten von Spermatogonien, die ganz verschiedene Bilder zeigen. Und wir werden sie fortwährend als sog. primäre und sekundäre Spermatogonien beschreiben. Die erwähnte Einteilungsgrundlage ist aber für unser Material beiweitem nicht befriedigend, und wir sind dazu gezwungen, nach einer eingehenden Prüfung der Frage ein neues Einteilungsprinzip zu suchen und zwar eins, welches sich auf charakteristischen, rein morphologischen Verschiedenheiten der Zellenbilder gründet, die aller Wahrscheinlichkeit nach durch den Unterschied in der Schnelligkeit der Teilungsvorgänge erklärt werden müssen.

Ehe wir aber zu einer Untersuchung der Spermatogonien selbst übergehen, ist es notwendig über die sogenannte « Apical Cell » bei *Locusta viridissima* einige Worte zu sagen.

1. DIE APIKALZELLE.

Unter diesem Namen oder als « die VERSON'sche Zelle » ist bekanntlich in verschiedenen Insekthoden am Ende der Follikelschläuchen eine Zelle beschrieben, die sich von den sie umgebenden jungen Spermatogonien unterscheidet. DAVIS, welcher (08, S. 116) die hierzugehörige Bibliographie durchgeht, sagt, dass diese Zelle wie es von CHOLODKOVSKY

gezeigt ist, erst von Spichardt im Jahre 1886 bei den Lepidopteren gesehen wurde. Erst etwas später wurde sie von Verson, an dessen Name die Entdeckung geknüpft ist, beschrieben.

Davis hat selbst die Apikalzelle in mehreren Acrididen und in einer Locustide beschrieben, Gérard in einer Acridide.

Otte sagt in seiner Locustaarbeit (07, S. 438) : « In der Mitte einer jüngeren Cyste fand ich oft eine den in den Wandungen liegenden Zellen ähnliche, die mit den von Henking (1891) bei *Pyrrhocoris* beobachten Centralzelle identisch sein dürfte. »

Otte gibt keine Zeichnung, seine kurze Beschreibung entspricht jedoch den Tatsachen. Man findet nämlich bei Locusta in den jüngsten Cysten, gerade in der Mitte, von rosettenförmig angeordneten Spermatogonien umgeben, eine Zelle, die ein anderes Verhalten als die darumliegenden Spermatogonien zeigt, ohne dass man sagen kann, dass ihr Aussehen besonders chrakteristisch ist (Taf, XXI, Fig. 7 rechts). Ihr Kern, der bei Locusta deutlich kleiner als die Spermatogonienkerne ist, scheint auch etwas chromatinärmer zu sein. Die unregelmässigen Chromatinbrocken haben eine Tendenz, sich gegen die Kernmembrane zu sammeln, welcher Umstand den ganzen Kern etwas durchsichtiger und heller als die Spermatogonienkerne macht. Er zeigt einen deutlichen Nucleolus.

Das Cytoplasma dieser Zelle ist relativ reichlich vorhanden, und der Zelleib zeigt in Schnitten eine unregelmässig polygonale Form, als Folge der Anordnung umgebender Spermatogonien. Im Cytoplasma finden sich besonders auf einer Seite des Kerns mehrere grössere und kleinere tief gefärbte Körnchen.

Was die Bedeutung dieser Zelle anlangt, scheint es uns in unserem Material zweifellos, dass sie *nicht*, wie von einzelnen Forschern behauptet, den « Progenitor » der Geschlehtszellen darstellt. Wir haben sie niemals sich teilen gesehen, und

ihr ganzer Charakter gibt den Eindruck einer etwas speciell differenzierten Bindegewebszelle.

Da wir, wie erwähnt, die Mitochondrienverhältnisse nicht einer speciellen Bearbeitung unterworfen haben, können wir nicht zu der Frage ihrer Funktion Stellung nehmen.

2. Die Urspermatogonien und die primaeren Spermatogonien.

Die jüngsten Geschlechtszellen, die wir zu studieren Gelegenheit gehabt haben, sind die, welche ein Bild wie Fig. 1, Taf. XXI, zeigen. Sie liegen in geringer Anzahl am blinden Ende der Hodensschläuchen, von relativ zahlreichen Bindegewebszellen umgeben. Es sind dies charakteristische « Ruhekerne », die sich erstens dadurch von den Bindegewebskernen unterscheiden, dass sie grösser sind. Wir werden sie *Urspermatogonien* nennen.

Das Chromatin ist unregelmässig im Kerninneren verteilt in Chromatinzügen, die mit feinen Ausläufern untereinander verbunden zu sein scheinen, wie aus der Zeichnung hervorgeht. Kurz, wir haben es mit dem, was man gewöhnlich als « Kernnetz » beschreibt, zu tun. Das Chromatin zeigt keine ausgesprochene Tendenz, sich an der Peripherie des Kerns zu sammeln. Im Kerninneren sehen wir einen grossen Nucleolus, nicht besonders stark gefärbt. Die Kernmembrane ist deutlich vorhanden.

Was das Cytoplasma anlangt, umgibt es den Kern mit einem relativ engen Rand und zeigt in unseren nach Hermann fixierten Präparaten keine besondere plasmatische Differenzierungen. Die Zellgrenzen sind auch oft recht undeutlich.

Die *Anordnung* ist keine charakteristische, und an *Zahl* sind diese Zellen sehr spärlich vorhanden. In der Regel finden sich in unserem Material — wenn überhaupt welche vorhanden sind — von diesen Zellen nur ein bis drei, vier äusserst am bliden Ende des Follikels gerade unter der Bindegewebsbekleidung des Hodenschlauches.

Hie und da sieht man diese Zellen sich zur Teilung vorbereiten. Das Chromatin sammelt sich dann nach und nach in zickzackförmigen Chromatinbändern, die das ganze Kerninnere durchsetzen (Fig. 2). Eine Spiralstruktur ist nicht vorhanden.

Die Chromatinbänder sind in kürzere und längere Chromosomenanlagen geteilt, und in den verschiedensten Höhenlagen der Zelle sieht man ihre Enden frei ins Kernlumen hineinragen auch in den Niveauen, welche von dem Messer nicht getroffen sind. Zweifellos ist hier von einem kontinuierlichen Chromatinfaden keine Rede.

In dem nächsten abgebildeten Stadium (Fig. 3) hat das Chromatin angefangen sich zu kontrahieren. Die Zickzackbeugungen richten sich nun mehr und mehr aus, wir sehen den Kern von dickeren, tief gefärbten Chromosomen gefüllt — kurz, wir haben es mit einem typischen Prophasenbild zu tun. Schon hier sehen wir, dass diese Chromosomen von sehr verschiedener Länge sind (Fig. 4).

Wir geben nur diese Zeichnungen. Die ganze Entwicklung ist die typische, welcher man begegnet, wenn ein Ruhekern sich zur Teilung vorbereitet. Im Prinzip ganz ähnliche Bilder zeigen die somatischen Zellen bei Locusta während der Teilung, z. B. die Zellen des Vas deferens, die Bindegewebszellen der Hodenfollikeln u. s. w..

Von der weiteren Entwicklung der Prophase, sagen wir nur, dass die Chromosomen sich zu kontrahieren fortsetzen. Dabei nehmen sie an Dicke bedeutend zu, und ihre Oberfläche glättet sich vollständig. Man bemerkt, dass einzelne von ihnen, die grössten nämlich, eine Hufeisenform zustreben, während die kleinsten als kurze, noch etwas gebogene Stäbchen hervortreten. Jetzt treten die Centren mit ihrer Irradiation auf, und die Chromosomen stellen sich in den Aequatorialplan ein. Die Kernmembrane ist schon längst vollständig aufgelöst.

Indem nun die Urspermatogonien in Teilung übergehen, bekommen sie das Aussehen, welches wir als das für die

primären Spermatogonien charakteristische beschreiben werden.

Wir wollen uns jetzt zur Aufgabe machen, den ganzen Entwicklungscyklus einer primären Spermatogoniengeneration zu verfolgen. Wir gehen dabei von der in Fig. 5, Taf. XXI, abgebildeten *Metaphase* aus.

Diese Aequatorialplatte ist eine der schönsten, die wir unter den primären Spermatogonien gefunden haben. Sie liegt ganz nahe dem blinden Ende eines Hodenschlauches. Auf der einen Seite grenzt sie an Zellen, die der in Fig. 1 abgebildeten gleichen, auf der anderen an die in Fig. 6 abgebildete Telophase. Diese Zellen sind wieder von Bindegewebszellen in unregelmässiger Weise umgeben.

Im Ganzen ist der Aufbau des Follikelendes kein ganz regelmässiger. Bindegewebszellen keilen sich zwischen den Geslechtszellen ein,ohne dass diese noch in regelmässigen Cysten, wie später, geordnet sind.

Was bei dieser Aequtorialplatte Fig. 5, ganz besonders ins Auge fällt, ist wohl der aussergewöhnlich charakterische Grössen- und Formunterschied der Chromosomen.

Wir begegnen drei frappanten hufeisenförmigen Chromosomen an der Peripherie der Platte mit ihren Scheiteln gegen das Centrum gerichtet, und 8 stäbchenförmigen, die sich durch ihre Grösse von den übrigen abheben. Wir werden diese 8 die « mittelgrossen » nennen. Unter den 18 kleinen finden wir wieder 4 stäbchenförmige, die etwas grösser sind als die 14 ganz kleinen, beinahe kugelförmigen. Auch die letzten zeigen untereinander einen, wenn auch nicht sehr ausgesprochenen, Grössenunterschied.

Im Ganzen finden wir also bei Locusta viridissima 29 *Chromosomen.*

Die *Anordnung* in der Aequatorialplatte ist die charakteristische und bei vielen Insekten beschriebene. Wie aus der Zeichnung hervorgeht, zeigen die grossen Chromosomen eine gesetzmässige Tendenz, sich an der Peripherie der Aequatorialplatte anzuordnen.

Auf die Grössenverhältnisse der Chromosomen werden wir später zu sprechen kommen. Die sekundären Spermatogonien, welche eine reichlichere Anzahl der Metaphasenbilder aufweisen, sind für dieses Studium mehr geeignet. Wir werden dabei auch unsere Befunde mit den Chromatinverhältnissen in den Ovogonien und den somatischen Zellen vergleichen. Auch der Chromosomenzahl widmen wir später eine kritische Prüfung.

Hier sei nur folgendes gesagt : Während die anderen erwähnten Chromosomengruppen jede eine gerade Zahl Chromosomen enthalten, gilt dies nicht von der erst erwähnten Gruppe, welche, wie gezeigt, aus *drei* Chromosomen besteht. Das eine von diesen drei Chromosomen ist, wie wir später reichlich Gelegenheit haben zu beweisen, das *Heterochromosom*. Bei den sekundären Spermatogonien werden wir auch sehen, dass es sich an Grösse von den beiden anderen etwas unterscheidet. Die primären Spermatogonien eignen sich nämlich auch weniger für das Studium der Grössenverhältnisse, weil das Chromatin hier noch stärker kontrahiert als in den sekundären ist, die Chromosomen deshalb bedeutend plumper.

Die *Anaphase* bietet kein besonderes Interesse. Sie verhält sich ganz wie die später beschriebene Anaphase der sekundären Spermatogonien.

Die *Telophase* zeigt dagegen ein etwas anderes Bild als das, welches wir in den sekundären Spermatogonien finden. Die in Fig. 6 abgebildete Zelle zeigt eine schon etwas vorgeschrittene Telophase. Die Chromosomen, die während der Meta- und Anaphase eine glatte Oberfläche hatten, fangen jetzt an etwas aufgelockert zu werden, und sie stehen auch durch feine Fäden miteinander in Verbindung. Die Hufeisenform der grössten Tochterchromosomen ist noch zu erkennen, und wir bemerken besonders um die Enden der einzelnen Chromosomen herum enge hellere Partien.

Das Heterochromosom verhält sich ganz wie die übrigen Chromosomen und kann nicht in diesem Stadium der Telophase von ihnen geschieden werden. Dies bildet einen wichti-

gen Unterschied von dem Verhalten des Heterochromosoms in den sekundären Spermatogonien.

In Fig. 6 ist die Einschnürung des Zellleibes schon eingetreten und die beiden Tochterzellen sind nur durch den deutlichen Spindelrest verbunden. Auf der Verbindungsstelle sehen wir die kreisrunde Zwischenplatte klar hervortreten. Sie scheint dadurch gebildet zu werden, dass die Stellen, wo die einzelnen Spindelfasern durch die Zellwand hindurchtreten, Farbe aufnehmen. Dies gilt sowohl für die Durchtrittstellen der periferen Strahlen wie die der centralen, obwohl die ersten besonders stark gefärbt sind, so dass sie zusammen eine Art von Ring bilden.

Die aüssere Begrenzung des Zellleibes ist uneben rundlich, nicht wie in den sekundären Spermatogonien polygonal und eckig. Dieser Umstand findet darin seine natürliche Erklärung, dass die letzteren viel zahlreicher und deshalb mehr gedrängt sind, während die primären Spermatogonien noch einen relativ reichlichen Platz finden.

Alles in allem geben uns die hier besprochenen Charaktere ein Telophasenbild, welches von dem der sekundären Spermatogonien deutlich verschieden ist.

Im Grossen und Ganzen sind die Teilungsbilder der hier beschriebenen Zellen nicht häufig. Bald sehen wir eine einzelne, bald eine kleine Gruppe von Zellen dieser Art — aber nie viele zu gleicher Zeit — sich für die Teilung vorbereiten. Im letzten Falle stehen benachbarte Zellen nicht auf derselben Entwicklungsstufe. Mehr oder weniger hervorgeschrittene Prophasenbilder können sich neben Metaphasen und Telophasen finden, und die in Teilung begriffenen Zellen liegen unregelmässig zwischen Ruhekernen und Bindegewebskernen verteilt.

Wir wollen nun das Verhalten des Chromatins von der Telophase an weiter verfolgen. Hier sind wir bei einem der prinzipiell wichtigsten Scheidepunkte zwischen primären und sekundären Spermatogonien. Während nämlich die letzten sofort in die Prophase der nächsten Teilung übergehen,

gilt dies nicht für die primären Spermatogonien. Und dies verschiedene Verhalten spiegelt sich auf eine sehr charakteristische Weise in dem Aussehen der beiden Zellkäthegorien ab.

Was die Chromosomen der primären Spermatogonien anlangt, schreitet der Auflockerungsprozess immer weiter. Der Kern geht in ein neues Ruhestadium über. Die einzelnen Chromosomen lösen sich in feine, unregelmässig netzartige Chromatingebilde auf, die untereinander durch Ausläufer in Verbindung stehen (Tafel XXI Fig. 7, links). Wir haben wieder die Erscheinung, welche man mit dem Namen « Kernnetz » bezeichnet, vor uns.

Dies Kernnetz bietet aber ein etwas anderes Bild dar, als das welches wir früher untersucht haben. Während das erste nämlich aus einem einscheinend einheitlichen Netz bestand, kann man hier oft fortwährend warnehmen, dass es von mehreren Einzelpartien gebildet ist — die schwachen Spuren seines Aufbaues von den einzelnen Telophasenchromosomen (Fig. 7).

In diesen Zellen zeichnet sich auch das Heterochromosom zum ersten Male durch ein specielles Verhalten aus. Während die anderen einzelnen Chromosomenkomponenten des Netzes immer nur schwer als solche zu erkennen sind, gilt dies nicht für das Heterochromosom. Es wird gewiss aufgelockert wie die übrigen, aber nicht in demselben Grad. In diesen Ruhekernen der primären Spermatogonien können wir deshalb stets eine einzige Chromosomenpartie von unbestimmter Hufeisenform erkennen — das Heterochromosom, das hier zum ersten Male die Tendenz zeigt, seinen eigenen Weg zu gehen (Fig. 7 in den beiden Zellen unten, links und Fig. 8).

Die Zellen enthalten ausser dem Heterochromosom auch einen Nucleolus (Fig. 8).

Eine deutliche Kernmembrane ist in diesen Zellen oft nicht gebildet, obwohl das Chromatin immer in einer helleren, kernähnlichen Partie gesammelt ist.

Was das *Cytoplasma* anlangt, ist es fortwährend spärlich

vorhanden. Charakteristisch ist aber, dass es besonders an einem Pol der Zelle angesammelt ist. Diese Zellen sind deshalb von kegelförmiger Gestalt, was bald durch unsere weitere Beschreibung seine Erklärung finden wird.

Zuerst müssen wir aber hervorheben, dass wir in diesem Stadium auch zum ersten Male eine plasmatische Differenzierung vorfinden, indem wir das von so vielen Verfassern schon längst als den persistierenden Spindelrest erkannten Körper, in der cytoplasmareichsten Partie des Zellleibes vorfinden (Fig. 8). Bei Locusta tritt er als ein rundes, homogenes Körperchen hervor, das von dem unregelmässig fein fibrilliert gebauten Protoplasma der Zelle sich deutlich unterscheidet.

Es erübrigt noch von der *Anordnung* dieser Ruhekerne zu sprechen :

Indem die oben beschriebenen primären Spermatogonien zu etwas verschiedener Zeit die erwähnten Zellteilungen hindurchgehen, drängen sie die umgebenden Bindegewebszellen zur Seite und sammeln sich nach und nach in charakteristischen, rosettenförmigen Ballen. Die einzelnen Zellen werden zusammengedrängt, nehmen die erwähnte Kegelform an mit der cytoplasmareichsten Partie gegen die Mitte der Rosette gerichtet. Im Centrum finden wir die früher erwähnte Apikalzelle vor. Nach unseren Untersuchungen scheint sie aber nicht konstant zu sein.

Nach Aussen sind diese Ballen mit einer Bindegewebshülle mit verhältnissmässig zahlreichen Kernen bekleidet — mit anderen Worten, die im Kapitel : « Bau der Hoden bei *Locusta viridissima* » besprochenen *Cysten* sind hier zum ersten Male etabliert.

Bezüglich der Zahl der Zellen in den einzelnen Rosettencysten ist sie nie eine grosse. Sie wechselt nach der Anzahl der früher in Teilungen gegangenen Zellen und scheint auch vom Verhalten des Bindegewebes abhängig zu sein, und zwar in der Weise, dass es in gewissem Grade zufällig zu sein scheint, wie viele Zellen die unregelmässigen Bindegewebs-

züge, welche das blinde Ende des Follikels durchsetzen, zu einer Cystenanlage abgeschnürt haben.

Unserer Meinung nach ist es wahrscheinlich, dass Gruppen primärer Spermatogonien mehrere Teilungen und Ruhestadien passieren, ehe solche Cystenanlagen definitiv gebildet werden. Wir begegnen deshalb auch am Follikelende Zellgruppen, die beinahe auf derselben Entwicklungsstufe stehen, ohne von völlig etablierten Cystenwänden umgrenzt zu sein. Erst wenn einige Teilungen passiert sind und die Zellen an Zahl zugenommen haben, werden die umliegenden Bindegewebszellen dazu gezwungen, sich in die Länge zu strecken, sie schnüren eine Spermatogoniengruppe ab, und wir haben die Cystenanlagen etabliert. Sind diese aber erst gebildet, gehen sämmtliche die abgeschnürten Spermatogonien allmählich in das Ruhestadium über. Und wenn alle Zellen innerhalb einer Cyste in das Ruhestadium angelangt sind, begegnen wir zum ersten Male dem charakteristischen Verhalten, dass alle Zellen in derselben Cyste auf derselben Entwicklungsstufe stehen. Von jetzt an bewahren die Zellen der betreffenden Cyste in der ganzen folgenden Fortentwicklung immer dieses typische Verhalten.

Wie lange das Ruhestadium in den fertig gebildeten Cysten dauert, ist schwer zu sagen. Unser Eindruck seiner Bedeutung wird gut von der Aussage SUTTON's gedeckt, wenn er von einem Ruhestadium der Spermatogonien bei Brachystola sagt (00, S. 141) : « I do not regard the resting stage as belonging in the direct line of divisions of the cell, but rather as a special condition into which the chromatin enters for the purpose of preparing for the rapid divisions which follow ».

Wir fügen noch hinzu, dass diese wohl charakterisierten, mit Ruhekernen gefüllten Cysten unzweifelhaft die letzteren oder die letzte Generation der primären Spermatogonien repräsentieren. Und wir wählen jetzt für unsere Beschreibung der nach dem Ruhestadium folgenden *Prophase* Zellen, die der letzten primären Spermatogoniengeneration zugehören,

weil diese am zellreichsten und im Material am besten repräsentiert sind.

Diese Prophasenbilder sondern sich morphologisch von den Prophasen der sekundären Spermatogonien in typischer Weise ab, und sie gewinnen ihr ganzes Gepräge dadurch, dass sie aus den Ruhekernen der primären Spermatogonien hervorgehen. Selbstverständlich verhält deshalb die Prophase der *ersten sekundären* Spermatogoniengeneration sich hier wie die der primären Spermatogonien, von welchen sie hervorgeht.

Wie verläuft nun die weitere Entwicklung der Ruhekerne ?

Die ersten Spuren der sich nähernden Prophase machen sich dadurch erkanntlich, dass das Chromatin der Zellen anfängt sich wieder zusammenzuziehen. Die einzelnen Chromosomenkomponenten des Ruhenetzes treten klarer hervor (Taf. XXI, Fig. 9), und nach und nach werden sie in dünne Chromosomenanlagen verwandelt.

Diese jungen Chromosomen sind unregelmässig gewunden und gebeugt. Zickzackbilder und unregelmässig spiralgewundene Formen, welche die Zellen durchsetzen, geben diesen ein sehr charakteristisches Aussehen. Die Einzelchromosomen sind als solche leicht und uberzeugend zu erkennen. Sie sind von verschiedener Dicke, und was die Oberfläche dieser Prophasenchromosomen anlangt, ist sie mit feinen Auslaüfern besetzt, was ihnen das typische larvenähnliche Aussehen verleiht. *Dies ist*, wie wir sehen werden, *ein Charakteristicum, welches sie von den immer glatten Prophasenchromosomen der sekundären Spermatogonien in typischer Weise unterscheidet.*

Ein anderes charakteristisches Verhalten erweckt auch hier unser Interesse. *Wir bemerken nämlich, dass jedes der einzelnen Chromosomen von einer hellen Zone im Protoplasma, einer Art von Vakuole, umgeben ist.*

Die Anlage dieser Vesikeln ist schon in Fig. 10, Taf. XXI wahrzunehmen. In Fig. 11 und Fig. 13 hat sie ihre

stärkste Entwicklung erreicht, um sich, wenn die Prophasenchromosomen sich der Metaphase nähern, nach und nach wieder zu verlieren.

Diese Vesikelbildung ist früher von mehreren Orthopterenforschern in den Spermatogonien dieser Insekten beschrieben, und wir werden sie während unserer Untersuchung der sekundären Spermatogonien eingehender beleuchten. Hier sei nur auf unsere Zeichnungen Fig. 11 und Fig. 13 aufmerksam gemacht. In keinem folgenden Stadium ist die Vesikelbildung ausgesprochener als hier in der Prophase der primären Spermatogonien.

Während die Prophase weiter schreitet, kontrahieren sich die Chromosomen immer mehr. Ihre Windungen richten sich stufenweise mehr und mehr aus, und wir sehen wieder, dass die grössten einer Hufeisenform zustreben (Fig. 11). Bald fangen sie auch an ihr haariges Aussehen zu verlieren, sie glatten sich ab, kontrahieren sich noch mehr und nehmen die Bilder an, welche wir für die sich nähernde Metaphase der nächsten Teilung als charakteristisch kennen gelernt haben (Fig. 15).

Ein recht interessanter Punkt bleibt noch zu beleuchten, nämlich *das Verhalten des Monosoms während der soeben geschilderten Prophase.* Wie wir uns erinnern, hat das Heterochromosom sich in den Ruhekernen dadurch unterschieden, dass seine Auflockerung nicht so weit geschritten ist als die der Autosomen. Dieser Umstand gibt ihm in der folgenden Prophase einen Vorsprung, und zwar in der Weise, dass der Abglättungsprozess im Monosom viel früher als in den Autosomen anfängt.

In Fig. 11, Taf. XXI, sehen wir es deshalb schon in seiner besonderen, von den andern Vesikeln zweifellos isolierten Vakuole schon völlig abgeglättet und Fig. 13 bietet ein gleiches Bild in einem mehr vorgeschrittenen Stadium. Dies Phänomen, welches wir früher nicht in der Literatur beschrieben gesehen haben, tritt bei Locusta immer mit der unzweideutigsten Klarheit hervor. In Fig. 14 haben wir

ein einzelnes Heterochromosom von derselben Zellengruppe wie in Fig. 13 gezeichnet.

Was das Verhalten des *Cytoplasmas* während der Prophase anlangt, so heben wir hervor, dass sich die frühere Kegelform der Zellen nach und nach verliert, obwohl ihre Spuren noch in mehreren Zellen recht lange erkanntlich sind. Das Cytoplasma umgibt die Kerne mit einem relativ schmalen Rand, während es gleichzeitig den Zwischenraum zwischen den Vesikeln ausfüllt.

Auf einer Stelle nahe der Peripherie lässt sich oft der oben beschriebene Spindelrest noch recht lange erkennen.

Wir werden später unsere Befunde über die primären Spermatogonien mit den in der Ortohpterenliteratur angeführten vergleichen. Hier sei nur, was die Monographie OTTE's (07) anlangt, erwähnt, dass dieser Verfasser keine der bis jetzt besprochenen Zellenbilder im Text beschreibt oder in dem Bildermateriale wiedergibt.

Ausgenommen sind nur die oben citierten Worte über die Apikalzelle, was gewiss auffallen muss, wenn der Verfasser nicht Gelegenheit gehabt hat, die primären Spermatogonien, welche in unserem Material immer diese Zelle umgeben, zu studieren.

3. Die sekundaeren Spermatogonien.

Die sekundären Spermatogonien liegen alle in wohl begrenzten Cysten, die Zellen, welche auf derselben Entwicklungsstufe stehen, enthalten. Indem sich diese Zellen schnell teilen, werden die Tochterzellen dicht aneinander gedrängt. Die Folge davon ist, dass die sekundären Spermatogonien immer polygonale Zellgrenzen zeigen.

Ueber die *Anordnung* der Zellen können wir sagen, dass die frühere Anordnung der primären Spermatogonien in einzelnen Cysten sich noch einige Zeit erkennen lässt. Während der ersten Teilungen der sekundären Spermatogonien verliert sich die Rosettenanordnung aber schnell, so dass die mit

sekundären Spermatogonien gefüllten Cysten als Hauptregel keine typische Anordnung der Zellen mehr zeigen.

Die *Zahl* der Zellen innerhalb einer Cyste ist selbstverständlich immer ein Multiplum der Zahl der Zellen in der letzten Rosettencyste der primären Spermatogonien, aus welcher die sekundären Spermatogonien der betreffenden Cyste hervorgegangen sind. Da aber diese ursprüngliche Zahl variieren kann, so ist auch der Zellenreichtum der ersten sekundären Spermatogoniencysten ein varierender. Am häufigsten sind die Zellen innerhalb einer Cyste relativ reichlich an Zahl. Die oben geschilderten Prophasenerscheinungen treffen auch zu, wie gesagt, für die erste Generation der sekundären Spermatogonien. Nachdem sich die auf diese Weise gebildeten ersten Aequatorialplatten der sekundären Spermatogonien zu teilen anfangen, nimmt aber die Entwicklung einen anderen Verlauf.

Das bis jetzt beschriebene Stadium könnte mit gewissem Recht als das « Stadium der Ruhekerne » bezeichnet werden. Zwischen den Kernteilungen zeigten die Zelle eine ausgesprochene Tendenz, in einem Zustand der Ruhe kürzere oder längere Zeit zu verweilen.

Entgegengesetzt folgen in der nächsten Entwicklungsperiode, in der Periode der sekundären Spermatogonien, die Zellteilungen rasch aufeinander. Auf einer Stufe der Entwicklung werden die Spermatogonien plötzlich wie von einem unwiderstehlichen Teilungstrieb ergriffen, *Teilung folgt auf Teilung, es ist keine Zeit zur Ruhe zwischen den einzelnen, und die Telophasenbilder der einen Generation, leiten ununterbrochen in die Prophasenbilder der nächsten über.* Und dies Verhalten, welches die ganze Periode der sekundären Spermatogonien charakterisiert, spiegelt sich in frappanter Weise in den Chromosomenbildern, denen wir begegnen, ab.

Verfolgen wir nun den Entwicklungscyklus einer sekundären Spermatogoniengeneration, indem wir von der Aequatorialplatte Fig. 16, Taf. XXI, unseren Ausgangspunkt nehmen :

a) Metaphase der sekundären Spermatogonien. Chromosomenzahl, Form-und Grössenverhältnisse der Chromosomen bei Locusta viridissima.

Die Zelle, die wir gewählt haben, ist aus einer wohl charakterisierten Spermatogoniencyste, in welcher alle Zellen dasselbe Metaphasenbild darbieten, gezeichnet. Die Aequatorialplatte ist im Prinzip ganz wie die der ersten Spermatogonien aufgebaut. Nur sind die einzelnen Chromosomen etwas länger und dünner als die etwas plumperen der primären Spermatogonien.

Wir zählen dieselben 29 Chromosomen. Das Zählen bietet keine Schwierigkeiten. Teils liegen die einzelnen Chromosomen so schön isoliert, teils bietet unser Material so zahlreiche ganz ähnliche Metaphasenbilder, dass wir die beste Gelegenheit haben, Kontrollzählungen zu tun. Dies haben wir auch in ausgedehentem Masse gemacht, und *die Chromosomenzahl* 29 *in den männlichen Geschlechtszellen bei Locusta viridissima geht mit absoluter Sicherheit schon aus diesen Zählungen hervor*, selbst wenn wir auch nicht später bei der Untersuchung der Spermatocyten die reichlichste Gelegenheit gehabt hätten, die Richtigkeit unserer Zählungen zu kontrollieren.

Was berichtet nun die Literatur über die Chromosomenzahl der Locustiden ?

Der erste Verfasser, bei dem wir Angaben darüber finden, ist Mc. Clung (02, S. 18). Er gibt die Zahl 33 an. Unterdessen sagt er selbst « The number of chromosoms is large and could not be determined with absolute certainty but a number of careful enumerations makes it evident, that there are most probably thirtythree. » In seiner Arbeit « The chromosome complex of orthopteran spermatocytes » (05, S. 336) hält er diese Zahl aufrecht als die für die Locustiden charakteristische ohne die oben erwähnte Einschränkung zu machen, ja, er betrachtet die Zahl beinahe wie ein systematisches

Kennzeichen der Locustiden. In seiner Arbeit über *Xiphidium fasciatum* (08, S. 256) sagt er : « It may be stated with reasonable certainty, that the number of chromosoms is the typical of the family », d. h, 33.

Otte folgt (07, S. 440) Mc. Clung und gibt auch die Zahl 33 für die Spermatogonien bei Locusta an. Auf Grund einer Betrachtung der Bilder, welche er in seinen Fig. 7, 8, von den Spermatogonienmetaphasen bei Locusta gibt, (vgl. unsere Textfigur C), zögern wir nicht, seine Angabe als auf ganz verfehlte Untersuchungen gegründet zu bezeichnen. Später werden wir auch Gelegenheit haben seinen Chromosomenzahlen der Spermatocyten nachzugehen.

Von anderen Untersuchungen der Locustidenspermiogenese gibt Buchner die Zahl 31 bei *Decticus verrucosus (?)*, de Sinèty 31 bei *Orphania denticauda* an, während Vejdovsky die Zahl bei *Decticus verrucivorus* (11-12, S. 39) als « höchstwahrscheinlich nur 23 » feststellt.

Für eine Vergleichung mit unserem Material sind die Angaben Davis über *Steiroxys trilineata* besonders interessant. Er gibt für diese Species die Zahl 29, und bringt Zeichnungen von Aequatorialplatten sowohl der Spermatogonien wie der Spermatocyten und somatischen Zellen, welche den Verhältnissen bei Locusta in mehreren Hinsichten in geradezu erstaunlicher Weise ähneln (unsere Textfigur D). Seine Bemerkung (08, S. 78) « This species is remarkable for the ease with which the chromosomes can be counted, as they are usually so well separated, that there is not the slightest difficulty in distinguishing the individual elements » könnte auch ebenso gut von den Zellen bei Locusta geschrieben sein.

Wie schon Vejdovsky (11-12, S. 39) gesagt hat, machen diese verschiedenen Chromosomzahlen bei Locustiden « die Allgemeinheit des Mc. Clung'schen Schlusses über die konstante Zahl der Chromosomen für jede Gattung ziemlich zweifelhaft. »

Nachdem wir die Chromosomenzahl bei Locusta festgelegt haben, werden wir die *Form* und *Grösse* der Chromosomen näher ins Auge fassen. Wir sind hier bei einem sehr interessanten und wichtigen Punkt.

Nachdem MONTGOMERY (01, a) die Anschauung zum ersten Male klar ausgesprochen hatte, dass der oft beobachtete Grössenunterschied zwischen den einzelnen Chromosomen nicht, wie bis damals angenommen, ein Spiel des Zufalls wäre, sondern dass charakteristische Grössenverhältnisse ein konstantes Attribut der einzelnen Chromosomen sei, gab SUTTON in dem folgenden Jahr durch seine Untersuchungen « On the Morphology of the Chromosome group in *Brachystola magna* » (02) dieser Lehre eine wertvolle thatsächliche Grundlage.

Schon MONTGOMERY selbst und nach ihm SUTTON zeigten bekanntlich— und später ist dasselbe von manchen Autoren in verschiedenstem Material gemacht— dass die Autosomen sich in Paaren einordnen liessen, die aus untereinander gleich grossen Chromosomen bestehen.

Die Annahme, dass wir es mit Chromosomenpaaren zu tun haben, in welchen das eine Chromosom vom Vater, das andere von der Mutter sich ableiten lies, lag nahe, und auf den schon im Jahre 1883 von VAN BENEDEN ausgesprochenen Gedanken, dass in allen Zellen des Körpers die Hälfte der Chromosomen von den väterlichen die andere Hälfte von den mütterlichen Chromosomen abstammt, wurde hierdurch ein neues Licht geworfen.

Untersuchen wir jetzt die Orthopterenliteratur auf diese Frage hin, so geht es klar hervor, dass dieses Material, wie das Insektenmaterial überhaupt, in dieser Hinsicht ein ausserordentlich günstiges ist.

Eine ganze Reihe von Forschern beschreiben in den Spermatogonien eine paarweise Einordnung der Chromosomen, sowohl was die Grösse wie die Form anlangt. Wir nennen hier beispielsweise SUTTON (02), BAUMGARTNER (02), MONTGOMERY (05), ROBERTSON (08), DAVIS (08), GÉRARD (08),

VEJDOVSKY (11-12). MEEK (12) versucht sogar die einzelnen Chromosomenpaare einer Reihe Stenobothrusarten zu messen und in eine arithmetische Progression einzuordnen.

Wenn BUCHNER angibt (09, S. 339) « dass bei den mannigfaltigen mir vorliegenden Objekten eine Einordnung in zwei solche homologen Sortimente nicht gelang » so schliessen wir uns an VEJDOVSKY, wenn er (11-12, S. 44) diese Angabe als eine « gewiss nur aus oberflächlichen Beobachtungen resultierende Behauptung » bezeichnet.

Dass dagegen OTTE die Chromosomen bei *Locusta viridissima* detailliert in Paare einzuteilen vermag (07, S. 441) kann uns nur erstaunen, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass er nicht einmal so frappante Züge im Spermatogonienbild wie die drei hufeisenförmigen grossen Chromosomen erkannt hat.

Nach dieser Orientierung wollen wir wieder zu unseren Aequatorialplatten Fig. 16, Taf XXI, Fig. 60, Taf. XXII; Textfig. A, zurückkehren.

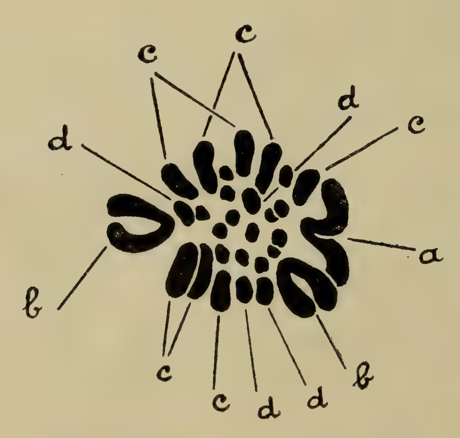


FIG. A. — Aequatorialplatte einer sekundären Spermatogonie *Locustas*. Vgl. Fig. 60. Taf. XXII. *a*) Monosom, *b*) 2 hufeisenförmige grosse Autosomen, *c*) 8 mittelgrosse stäbchenförmige und *d*) 4 kleinere stäbchenförmige Autosomen.

Wie man sieht, begegnen wir wieder den drei V-förmigen grossen Chromosomen. Was uns aber hier interessiert, ist der

Umstand, dass sich oft bei diesen sekundären Spermatogonien ein Chromosom unter ihnen sowohl durch Form wie durch Grösse auszeichnet. Nicht nur sieht man, dass es etwas grösser als die beiden übrigen ist, sondern seine V-Form ist oft dadurch gekennzeichnet, dass die Enden der zwei Beine des V etwas nach aussen gebogen sind. Dies Verhalten ist sowohl in der Fig. 16 wie in Fig. 60 klar zu erkennen. In Fig. 17, 18, Taf. XXI, haben wir zwei einzelne Heterochromosomen abgebildet — dass das beschriebene unpaare Gebilde das Heterochromosom ist, hat der Leser schon längst erkannt. — In dem einen sieht man die erste Spur einer Längslichtung des Chromosoms, welche die bevorstehende Teilung verkündet.

Die beiden übrigbleibenden grossen V-förmigen Chromosomen bilden zusammen ein Chromosomenpaar, das wohl der strengsten Kritik Stand hält (Textfig. A, b.).

Ihnen am nächsten an Grösse folgen die 8 stäbchenförmigen Chromosomen, die wir früher die « mittelgrossen » genannt haben (Fig. A, c.). Man mag zwar einwenden, dass hier wie immer die nicht absolut ebene Einstellung der Chromosomen in die Aequatorialplatte, die Grösse der Chromosomenbilder beeinflusst, jedoch kann niemand, der zahlreiche Aequatorialplatten gezeichnet hat, darüber im Zweifel sein, dass auch die 8 Chromosomen sich immer in 4 Paare zwanglos einordnen lassen.

Nach dieser Gruppe der mittelgrossen Chromosomen folgen an Grösse 4 kleinere stäbchenförmige (Fig. A, d.), die wieder grösser als die kleinsten sind. Diese Gruppe zerfällt wieder zweifellos in zwei Paare, die untereinander von deutlich verschiedenen Dimensionen sind.

Die übrigbleibenden 14 Chromosomen sind von rundlicher Form. Sie sind untereinander ebenfalls von etwas verschiedener Grösse, aber so klein, dass man nicht die Anordnung in Paare zu kontrollieren vermag.

Schematisch wurde also das Chromosomenbild in den Spermatogonien Locustas folgendes Aussehen haben :

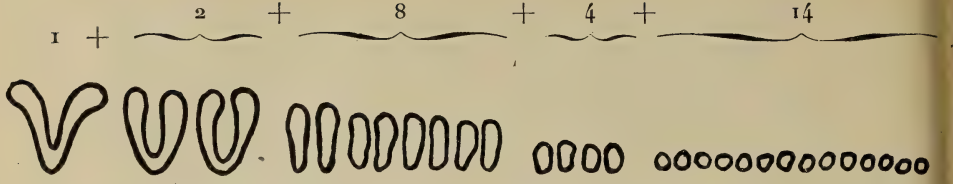


Fig. B. — Chromosomenschema der Spermatogonien (und der männlichen somatischen Zellen) bei *Locusta viridissima*.

Was dieses Grössenverhalten der Chromosomen : die Gegenwart eines einzigen Autosomenpaares, das sich sowohl durch Grösse wie auch durch Form von den andern absolut unterscheidet, für unsere ganze Untersuchung bedeutet, wird jeder verstehen, der mit Chromosomenfragen gearbeitet hat.

Vergleichen wir jetzt unsere Befunde mit denjenigen Otte's, finden wir (07, S. 441) dass er « konstant 14 grosse, 2 mittlere und 16 kleine Chromosomen » zählt, welche er auch in Paare einordnet. « Die 14 grossen Chromosomen unterscheiden sich untereinander auch bedeutend an Grösse. Namentlich erkennen wir in jeder Aequatorialplatte 2 besonders grosse Chromosomen, die alle übrigen an Grösse übertreffen ».

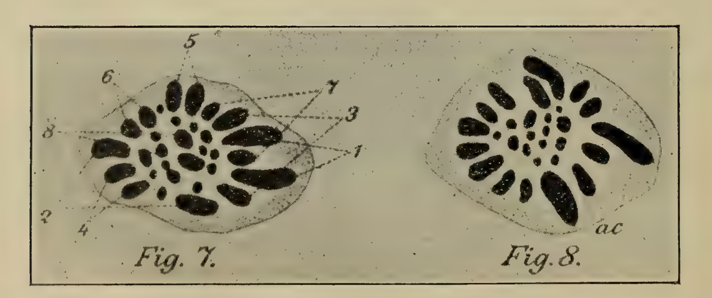


Fig. C. — Spermatogonienäquatorialplatten von *Locusta viridissima* nach Otte, Fig. 7 und 8, Taf. 35.

Welches Gewicht wir Otte's Angaben beilegen dürfen, davon bekommt man einen Eindruck, wenn man die beiden Spermatogonienbilder, die er gibt (07, Fig. 7, 8,) untersucht,

nicht nur, wenn man sie mit den unsrigen vergleicht, sondern auch, wenn man z. B. die beiden von OTTE in einem Paar vereinigten und in der Figur mit den Ziffern 7 und 8 bezeichneten Chromosomen betrachtet. Dass in dem Paare das eine der beiden Chromosomen beinahe doppelt so gross wie das andere ist, scheint OTTE nicht anzufechten. (Vgl. unsere Fig. C).

Wir finden auch, dass VEJDOVSKY ein ähnliches Verhalten bei Decticus, wie wir es bei Locusta gefunden haben, beschreibt, insofern auch nach seiner Darstellung ein Chromosomenpaar die anderen an Grösse übertrifft. Bei Decticus zeigen aber auch andere Chromosomen dieselbe Form und die Verhältnisse sind deshalb bei weitem nicht so günstig wie bei Locusta, was aus folgenden Zeilen in VEJDOVSKY's Beschreibung hervorgeht (11-12, S. 44) « Sie » d. h. die drei grössten Paare einer Chromosomenplatte, » sind immer und in allen Präpareten V-förmig, das erste Paar pflegt das grösste zu sein, nicht selten aber scheint es mit den übrigen zwei Paaren gleiche Grösse zu haben. Erst in weiteren Stadien ist es den übrigen Autosomenpaaren überlegen ». VEJDOVSKY sagt auch, was aber recht unwahrscheinlich klingt : « Auch die Autosomen des vierten Paares sind zuweilen V-förmig meist aber wie die kleineren Autosomen stäbchenförmig ». Bei unserem Objekt haben wir niemals das geringste Zeichen eines solchen Ueberganges von einer Chromosomenform in eine andere gesehen. Die V- resp. Stäbchenform der Chromosomen in einer Spermatogoniengeneration hat sich immer als von absolut konstantem, unvariablen Charakter gezeigt, und sie korrespondieren mit morphologisch ganz bestimmten Chromosomenbildern in den Reifungsteilungen.

Wir glauben auch, dass das in folgenden Zeilen charakterisierte Verfahren VEJDOVSKY's Fehlerquellen enthält (11-12, S. 45) : « In der vorliegenden Arbeit wird meist nur das erste Autosomenpaar in seinen Schicksalen berücksichtigt, wobei aber auch die beiden Paare der zweiten Grösse näher in Betracht gezogen werden. Wenn man nun in diesen drei

Paaren konstante und leicht nachweisbare Veränderungsvorgänge bis in das Stadium der Spermatiden sicherstellen kann, so liegt keinen Grund vor, weshalb dieselben Prozesse auch für die kleineren Chromosomen nicht angenommen werden sollten, umsomehr als sich bei den letzteren in einzelnen Stadien dieselben Gestaltverhältnisse — allerdings in kleinerem Massstabe — wiederholen, wie bei den grossen Autosomen. »

Interessanter ist aber eine Vergleichung unserer Bilder mit den von Davis bei *Streiroxys trilineata* gegebenen (Fig. D).



Fig. D. — Aequatorialplatten sekundärer Spermatogonien bei *Steiroxys trilineata* nach Davis. Fig. 18, Plate II.

Sie bedürfen keines Kommentars. Nicht nur ist die Chromosomenzahl 29 genau dieselbe, welche wir bei Locusta gefunden haben, sondern ganz wie bei Locusta begegnen wir auch hier einem einzelnen Paar V-förmiger Chromosomen. Davis hat klar genug die Bedeutung dieser Erscheinung eingeschätzt; nur hat der Sammelarbeitscharakter seiner Untersuchung ihn gehindert, diesen günstigen Umstand in vollem Masse auszunutzen.

Was die *Anordnung* der Chromosomen in den Spermatogonienäquatorialplatten anlangt, hat wie bekannt Montgomery (04, S. 140) bei Plethodon und Desmognathus ausgeführt, dass « in most cases the two of a pair lie in the spindle close together ». Einzelne andere Forscher haben später dasselbe in anderem Material beschrieben. In der Orthop-

terenliteratur nennen wir Davis, welcher seine Befunde bei der Locustide *Steiroxys trilineata* folgendermassen beschreibt (08, S. 121) : « While it is undoubtly true, that such an association is the rule yet exceptions are common and the members may be widely separated on the spindle. This is especially well shown by Steiroxys where the elements of the largest pair can always be recognized at a glance. »

Unsere diesbezüglichen Untersuchungen bei Locusta leiten uns zu der Erkenntniss, dass hier eine Tendenz wie die erwähnte sich nicht demonstrieren lässt. Mit Ausnahme der sehr charakteristischen Neigung der grösseren Chromosomen sich an der Peripherie der Aequatorialplatte anzuordnen, können wir andere Gesetzsmässigkeit in der Anordnung nicht konstatieren. Wenn wir zuweilen zwar sehen, dass sich die zwei Komponenten eines Chromosomenpaares beieinander in der Aequatorialplatte befinden, so scheint bei vergleichenden Untersuchungen dies Verhalten ein Spiel der Zufälligkeit zu sein.

b) Vergleichung mit den Chromatinbildern der somatischen Zellen und mit denjenigen der Ovogonien.

Wir haben jetzt dem Chromosomenbild der Spermatogonien eine recht eingehende Untersuchung gewidmet. Zwei natürliche Fragen sind hierbei in den Vordergrund getreten :

Wenn die Spermatogonien ein so charakteristisches Verhalten der Chromosomen zeigen, wie verhält es sich dann mit den Chromatinbildern der somatischen Zellen und mit denjenigen der Ovogonien ?

Glücklicherweise besitzen wir in unserem Material Präparate, die uns diese Fragen zu beantworten gestatten.

In den jungen Locustahoden sind nämlich die Epithelzellen des Vas deferens in lebhafter Teilung, und die Aequatorialplatten sind für dieses Studium sehr geeignet. Wir haben in Fig 19, 20, Taf. XXI. zwei solche Aequatorialplatten abgebildet. In den beiden, wie in allen günstigen Metaphasen-

zellen, begegnen wir denselben drei dominierenden V-förmigen Chromosomen und ihnen am nächsten in Grösse 8 stäbchenförmigen mittelgrossen Chromosomen. Nur sind in der Regel die Chromosomen nicht so regelmässig wie die der Spermatogonien in dem Aequatorialplan eingestellt. Das schönste Bild, welches wir gefunden haben, ist das in Fig. 20 dargestellte. Hier zählen wir wieder 29 Chromosomen, und wir sehen deutlich, dass wir, was die Grösse und Form der Chromosomen anlangt, dieselbe Gruppierung vorfinden, wie wir sie in den Spermatogonien kennen gelernt haben.

Fick sagt (07, S. 89) : « In Gewebszellen hat Rabl trotz vieler Mühe, die er darauf verwendet hat, keine paarweise Gleichheit finden können. » Wir beabsichtigen hier nicht auf diese Frage näher einzugehen, nur stellen wir fest, dass eine solche paarweisse Gleichheit der Chromosomen bei Locusta auch in den somatischen Zellen leicht nachweisbar ist.

Um die andere Frage zu beantworten, haben wir auch einige jungen Ovarien fixiert. Wir geben aus diesem Material in Fig. 21, Taf. XXI, eine Ovogonie wieder. Eine treffendere Dahrstellung des Unterschiedes zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtszellen kan man wohl kaum verlangen! *Wir begegnen hier nicht* 3 *sondern* 4 *grossen V-förmigen Chromosomen, und wir zählen im Ganzen* 30 *Chromosomen von denen wieder* 8 *als mittelgrosse zu bezeichnen sind.*

Es ist nicht hier unsere Meinung die weiblichen Zellen näher zu beschreiben. Jeder wird verstehen, dass das vierte grosse Chromosom das zweite Heterochromosom des Weibchens ist. Auf eine schematischere Weise lässt sich dies nicht demonstrieren.

In dem Bilde sind die einzelnen Chromosomen zum Teil durch feine Ausläufer, wie früher von mehreren Verfassern beschrieben, untereinander verbunden. Ein ähnliches Verhalten haben wir nie in den männlichen Geschlechtszellen in unserem Material nachweisen können.

Noch einen letzten Punkt möchten wir erwähnen, um unse-

re Untersuchung in dieser Beziehung zu vervollständigen. In den jungen Locustaovarien zeigen die Zellen in der Eifollikelwand und im Oviduct zahlreiche Teilungsbilder. In den Fig. 22, *a*, *b*,und Fig. 23 haben wir zwei Aequatorialplatten aus dem Oviduct dargestellt. Wir begegnen bei diesen genau dem Chromosomenbild der Ovogonien. Da in Fig. 23 ein der 4 V-förmigen Chromosomen einen —obwohl zweifellos künstlichen — Riss hat, und wir nicht eine andere Aequatorialplatte mit allen Chromosomen in einem zum Zeichnen geeigneten Schnitt gefunden haben, so sind in Fig. 22 *a*, *b* sämmtliche Chromosomen einer Zelle in zwei Nachbarschnitten gezeichnet worden. Solcher Zellen haben wir in unserem Material mehrere. Dass auch in den weiblichen somatischen Zellen die für Locusta charakteristischen Grössen- und Formunterschiede der Chromosomen vorhanden sind, geht aus unseren Untersuchungen klar und sicher hervor.

Nach dieser Abschweifung, welche unsere Spermatogonienuntersuchung auf fruchtbahrste Weise beleuchtet, wollen wir wieder die Entwicklung der Spermatogonien weiter verfolgen, indem wir die Anaphasenerscheinungen beschreiben.

c) *Anaphase und Telophase der sekundären Spermatogonien. Die Vesikelbildung um die Chromosomen herum.*

Wie sich die erste Andeutung der Anaphase kundgibt, sehen wir in Fig. 24, Taf. XXI. Die Chromosomen werden in gewöhnlicher Weise der Länge nach gespalten, und die Spalthälften werden durch die Spindelfaser, die an den Scheiteln der V'en und an den central gerichteten Enden der Stäbchen inserieren, auseinander gezogen (Fig. 25). Die Folge hiervon ist wieder, dass in den V-förmigen Chromosomen die Scheitel der beiden Tochter-V'en sich schon weit voneinander entfernt haben, wenn die Enden noch einander berühren (Fig. 25).

Die Bemerkung Otte's (07, S. 442) « während der Metaphase und Anaphase bleibt das acc. Chromosom immer hinter den

anderen im Prozess der Teilung zurück » steht mit unseren Untersuchungen in Widerspruch. Bilder wie seine Fig. 9 und 10 — die den Bildern DE SINÉTYS nach *Orphania denticauda* bis zur Verwechselung gleichen — haben wir niemals in unserem Material vorgefunden. Das *Heterochromosom* verhält sich in der Anaphase ganz wie die Autosomen.

In Fig. 26 a, b haben wir eine Anaphasenspermatogonie abgebildet, in welcher der Schnitt die Zelle beinahe genau im Teilungsplan getroffen hat. In dem einen der beiden Nachbarschnitte sehen wir deshalb die Tochterplatte von oben, in dem anderen von unten, und die ausserordentlich regelmässige Verteilung gestattet sehr schön ein Studium der einzelnen Chromosomen. Die Zeichnungen sprechen für sich selbst. Wir sehen dass die Tochterchromosomen genau die Form und Grössenverhältnisse der Mutterindividuen wiederholen.

Als Ausgangspunkt unserer Beschreibung der *Telophase* der sekundären Spermatogonien nehmen wir die Fig. 27, Taf. XXI, die nach einem nach FLEMMING-BENDA fixierten Präparat gezeichnet ist. Sie repräsentiert eine Tochterplatte auf einer etwas weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstufe.

Wir sehen, dass das Bild sich nur dadurch von dem früheren unterscheidet, dass die Einzelchromosomen etwas unregelmässiger in Form sind, und dass sie jetzt anfangen durch feine Auslaüfer miteinander in Verbindung zu treten. Ferner sehen wir auch, dass eines der grossen Chromosomen sich durch seine Form und auch durch eine mehr isolierte Lage im Verhalten zu der übrigen Tochterplatte auszeichnet. Dies Chromosom ist das Heterochromosom.

Werfen wir jetzt einen Blick auf Fig. 28 : Der persitierende Spindelrest verkündet, dass wir es mit einer recht frühen Telophase zu tun haben. In diesem Stadium sind die Einzelchromosomen der Tochterplatte am meisten konglomeriert. Man kann aber die Autosomen leicht als persistierende Individuen fortwährend erkennen, besonders leicht das grosse

Paar; — in Fig. 28 ist es verdeckt. Diese Zelle ist nämlich besonders zu dem Zweck gezeichnet, das Verhalten des Heterochromosoms zu illustrieren —. Wir sehen dass die Autosomen etwas aufgequollen sind, und ihre Oberfläche ist wieder larvenähnlich und haarig. Dieser Aufquellungsprozess lässt sich in den folgenden Stadien näher untersuchen. Denn schnell, noch wenn der Spindelrest, wie Fig. 31 zeigt, persistiert, zerstreuen sich die Chromosomen in unregelmässiger Weise im Zellinneren, so dass sie alle für eine Untersuchung sehr zugänglich sind. Wie man aus den Figuren sieht, haben sie ihre Grundform beibehalten, indem besonders die drei grossen ins Auge fallend sind.

Ein näheres Studium gibt den Eindruck, als haben die Chromosomen in diesem Stadium alle eine schwammähnliche Konsistenz. Man sieht achsial eine deutlich hellere Partie durchschimmern, während das Chromatin sich unregelmässig auf der Oberfläche des Chromosoms ansammelt, ganz als wenn es Flüssigkeit von dem Zellsaft aufgenommen hätte.

Dieser Prozess schreitet immer fort. Besonders deutlich lässt sich die Struktur erkennen, da wo die Chromosomenenden sich dem Beobachter zukehren. In Fig. 33, Taf. XXI, ist das grosse Chromosomenpaar sehr deutlich zu sehen, während das Heterochromosom, das sich in einem tieferen Niveau befindet, teilweise verdeckt wird.

Zuletzt ist der Aufquellungsprozess so weit vorgeschritten, dass wir Bildern wie denen in Fig. 35, Taf. XXII, begegnen. Noch kann man die Grundform der Einzelindividuen erkennen (siehe z.B. das grosse Chromosom rechts, Fig. 35), die Aufquellung und Auflockerung der Chromosomen macht es aber schwieriger, besonders in Präparaten, die nicht die beste Fixierung zeigen. Die einzelnen Autosomen nehmen natürlich mehr Platz ein und füllen das Innere der Zelle aus.

Auch OTTE beschreibt bei Locusta, dass die Chromosomen den Gegenstand eines Auflockerungsprozesses sind. Wir können ihm aber nicht folgen, wenn er (07, S. 438, u. f.) sagt, dass dieser Auflockerungsprozess ein Zerfall der Chromosomen

« in ihre Partikelchen » ist « wobei jedes Chromosom einen lockeren Haufen feiner Chromatinkörner darstellt ». Von einem Zerfall in Chromatinkörnchen ist in unserem Material gar nicht die Rede, und OTTE hat, wie schon von VEJDOVSKY (11-12, S. 47) dargelegt, übersehen, dass der Auflockerungsprozess auf eine unregelmässige Ansammlung des Chromatins auf der Oberfläche der Chromosomen zurückzuführen ist.

Wichtig ist es aber, dass auch OTTE beschreibt, wie die Individualität der Telophasenchromosomen sich bis auf die nächste Generation erhält. Dieser Umstand ist von essentieller Bedeutung, und er geht sowohl aus OTTE's wie aus unseren eigenen Beobachtungen zweifellos hervor.

Was das *Monosom* anlangt, so haben wir schon erwähnt, dass es in der frühen Telophase eine deutliche Tendenz zeigt, sich von den Autosomen zu isolieren. Dies Verhalten zeigt es in der folgenden Entwicklung immer mehr ausgesprochen, wie es aus den Figuren hervorgeht. In Fig. 34, Taf. XXI, haben wir einen Teil einer Zelle gezeichnet zur Veranschaulichung dieser isolierten Lage. In Fig. 35, Taf. XXII, unterscheidet es sich wieder durch dies Verhalten von den Autosomen.

Auch das Monosom macht dieselbe Konsistenzveränderung durch. Das Chromatin sammelt sich auf der Oberfläche, während das Innere durchsichtig ist. Hier im Heterochromosom ähneln die Bilder noch mehr denen eines Vakuolisationsprozesses, indem man zuletzt an seiner Oberfläche gleichsam hellere Löcher in der Chromatinbekleidung des Chromosoms wahrnimmt, (Fig. 36).

Es behält aber immer in sehr charakteristischer Weise seine ursprüngliche Form der früheren Telophase. Oft ist diese Form eine Hufeisenform; nicht selten richtet sich aber die Krümmung während der Telophase etwas aus, so dass es wie ein isolierter, mehr oder minder gebeugter Stab im Zellbild hervortritt. Charakteristisch ist, dass das Monosom am Scheitel des Bügels in der Regel am schmalsten ist, während die beiden Seitenteile sich dicker zeigen.

Die Vesikelbildung um die Chromosomen herum.

Eine wichtige Erscheinung wollen wir noch behandeln, indem wir jetzt über das Verhalten des *Cytoplasmas* einige Bemerkungen hinzufügen.

Wie es aus unseren Zeichnungen hervorgeht, sind sowohl die Autosomen wie auch das Monosom in den letzt beschriebenen Stadien von hellen Zonen im Protoplasma umgeben. Man hat den Eindruck als habe das Protoplasma eine Tendenz, sich von den Chromosomen zurückzuziehen. Diese Tendenz ist hier nicht so ausgesprochen, wie in den früher beschriebenen Prophasenbildern der primären Spermatogonien. Sie ist aber nicht zu übersehen und besonders was das isoliert liegende Heterochromosom anlangt, wie Fig. 34, Taf. XXI, und Fig. 35, Taf. XXII zeigt, sehr ins Auge fallend. *Man kann deshalb sehr wohl von einer Vesikelbildung um die Chromosomen herum auch in diesem Stadium sprechen.*

Ob die Einzelvesikeln untereinander in Verbindung stehen, ist schwer zu sagen. Wir sind doch dazu geneigt, die Beschreibung SUTTON's auch auf die Verhältnisse bei Locusta anzuwenden, wenn er von *Brachystola magna* sagt (02, S. 27) : « Each of the chromosomes of the larger group has also been enclosed in a separate vesicle during the period of metabolic activity, but this vesicles are pratically always in communication with one another. » — « Throughout all the secondary spermatogonial generations, in all stages except those of active division, the accessory chromosome remains apart in a vesicle which is virtually a separate nucleus. »

Das Protoplasma im Uebrigen bietet zu dieser Zeit kein besonderes Interesse. Der *Spindelrest* mit seiner charakteristischen Zwischenplatte bleibt recht lange bestehen, so dass die Cysten auf dem Stadium, welches Fig. 28, 31, Taf. XXI, zeigt, von zahlreichen markanten Spindelresten, die je zwei Tochterzellen verbinden, durchkreuzt sind. Später ist der Spindelrest schwerer wahrzunehmen, und die aufgelockerten Chromosomen dominieren über das ganze Zellbild.

— Hier wollen wir in unserer Beschreibung einen Augenblick einhalten, um unsere Befunde mit den in der Orhopterenliteratur referierten zu vergleichen.

Ein teilweises Auftreten von helleren Zonen um die einzelnen Chromosomenindividuen herum ist schon längst in den Spermatogonien vieler Thiere beschrieben. Wir verweisen in dieser Hinsicht auf BUCHNER's Behandlung der Frage (09, S. 340). Die von ihm genannten Namen könnten leicht vermehrt werden.

Besonders scheint die Verhalten für die Heuschrecken charakteristisch zu sein. Nach SUTTON, welcher (02) der erste Beschreiber einer solchen völlig augsebildeten Vesikelbildung bei *Brachystola magna* war, haben eine Reihe von Forschern ein ähnliches Verhalten bei verschiedenen Grashüpfern beschrieben. Ausser anderen Vertretern der Mc. CLUNG'schen Schule, wie PINNEY (08), nennen wir hier MONTGOMERY (05) für das Heterochromosom bei Syrbula, OTTE (07) bei Locusta, BUCHNER (09) bei Decticus und DAVIS (08) bei einer Reihe von Acrididen und einer Locustide.

Auf der anderen Seite widmet VEJDOVSKY (11-12, S. 46) der Frage folgende Betrachtung : « Wenn man aber die Abbildungen von SUTTON, OTTE u. s. w. näher ins Auge fasst, so kann man sich der Ueberzeugung nicht erwähren, dass die abgebildeten und beschriebenen « Vakuolen » Kunstprodukte sind, die durch die Schrumpfung der Chromosomensubstanzen entstanden sind. » « Ich kann daher weder in dem Falle der Spermatogonien, noch in den Reifungsteilungen irgend eine Karyomerenbildung anerkennen und in den beschriebenen « blassen Bläschen » (BUCHNER) um die Chromosomen als nach der ungünstigen Fixierung oder frühzeitiger Alkoholverwendung hervorgerufene Artefacte erblicken. Namentlich nach Konservierung der Objekte mit FLEMMING'scher Mischung, welche Methode überhaupt bei der Spermatogenese zu verwerfen ist, entstehen die « Vesicels » (DAVIS) als ausgesprochene Kunstprodukte in der Umgebung der Chromosomenplatte, während ich in den Hunderten von mir untersuchten Cysten, weder die Chromosomenbläschen noch

die gelappten Kerne, wie sie namentlich von OTTE und DAVIS reproduziert werden, überhaupt finden kann. »

Wir stehen hier wieder dem in der Spermatogeneseliteratur so wohl bekannten Phänomen gegenüber, dass ein Forscher, welcher nicht selbst gesehen hat, was andere Forscher beschrieben haben, diesen eine misslungene Fixierung vorwirft. Dass VEJODVSKY dies tut, muss aber verwundern, wenn man seine Zeichnungen untersucht. Niemand wird wohl, wenn man z. B. diese mit den Bildern DAVIS' vergleicht, daran zweifeln, dass die letzteren nach einem besser fixierten Material als dem VEJDOVSKY's gezeichnet sind. Ueberhaupt werden wohl die meisten Cytologen darin übereinstimmen, dass die Zeichnungen VEJDOVSKY's einer etwas befremdenden und schematischen Eindruck machen, selbst wenn man die Fussnote (11-12, S. 68) berücksichtigt : « An dieser Stelle muss ich meinem Bedauern Ausdruck geben, dass die Details der Figuren auf den mit Lichtdruck reproduzierten Tafeln nicht so überzeugend hervortreten wie es in den Originalabbildungen der Fall ist. »

Der oben citierten Aussage VEJDOVSKY's, die nach dem Studium der Sublimat- und Chromsublimat-fixierten Präparate gegeben ist, stehen alle die Behauptungen der genannten Verfasser gegenüber. Was ihre Fixierungen anlangt, so finden wir, dass sie folgende Fixierungsflüssigkeiten angewandt haben : HERMANN'S, FLEMMING'S, WORCESTER'S, ZENKER'S, CARNOY'S. BUCHNER hat auch wie VEJDOVSKY conc. Sublimat benutzt, « was jedoch weniger gute Resultate lieferte ». (09, S. 337).

Man kann nicht mehr dies von so vielen Forschern nach verschiedenster Fixierung beobachtete Phänomen als ein Artefact ansehen, als alle andere mikroskopischen Bilder, die durch Fixierung und Färbung gewonnen sind. Dass VEJDOVSKY nicht auf die Vesikelbildung aufmerksam gewesen ist, findet wohl darin seine Erklärung, dass er nicht in seinem Material über die frühen Spermatogonienbilder, (Vgl. die unsrigen Fig. 11, 13, Taf. XXI), wie er auch selbst sagt, verfügt.

In diesen ist die Vesikelbildung nämlich am meisten ins Auge fallend.

Dass auch VEJDOVSKY den ganzen Prozess missverstanden hat, wenn er die Erscheinung als durch eine *Schrumpfung* der Chromatinsubstanzen hervorgerufene erklärt, geht daraus klar hervor, dass die Vesikeln sehr gut erkennbar sind, auch in den Stadien, in welchen die Chromosomen am meisten aufgequollen und aufgelockert sind (Vgl. Fig. 35, Taf. XXII).

d) Prophase der sekundären Spermatogonien. Spiralbildung der Chromosomen.

Wir kommen nun zu einer Reihe sehr interessanter Bilder, die teils nicht, teils nur andeutungsweise in der Literatur erwähnt sind. Wir stellen dabei die Ueberschrift « Prophase », weil die Entwicklung, die wir besprechen werden, zweifellos die Prophase vorbereitet und als zu dieser gehörig zu betrachten ist, obwohl die definitiven und wohl bekannten Prophasenbilder und die der folgenden Metaphase noch entfernt sind.

Dabei hat es sich als notwendig gezeigt, nach FLEMMING (in unserem Material nach FLEMMING-BENDA) fixierte Präparate zu verwenden. Obwohl die unten besprochenen Chromosomenstrukturen sich auch nach HERMANN-Fixierung erkennen lassen, besonders wenn man sie vorher in FLEMMING-Präparaten studiert hat, so sind doch die letzten für diesen Zweck vorzuziehen. Die HERMANN'sche Flüssigkeit hat eine Tendenz, das Chromatin etwas aufquellen zu lassen, was hier, wie wir es bald verstehen werden, nicht vorteilhaft ist. In der FLEMMING-BENDA'schen Flüssigkeit schrumpfen die Zellen etwas zusammen ; sie sind deshalb immer etwas kleiner als die entsprechenden nach HERMANN fixierten Zellen.

Wir sind vorhin bei der Figur 35, Taf. XXII, stehen geblieben. Jetzt wollen wir ein etwas späteres Stadium (Fig. 37-39) betrachten. Das Chromatin, welches in Fig. 35 den aüssersten Grad der Auflockerung erreicht hatte, hat jetzt wieder angefangen sich zu koncentrieren. Die Einzelchromo-

somen treten klar hervor, und man sieht, dass das Chromatin fortwährend oberflächlich in etwas unregelmässiger Weise angesammelt ist. Das Aussehen der Chromatinansammlung geht aus der Zeichnung hervor, und offensichtlich bietet es ein anderes Bild als Fig. 35 dar. Man hat auch den Eindruck, dass das Chromatin in Menge zugenommen hat.

Wenn auch sowohl die Lage in dem Follikelschlauch wie das Aussehen der Chromosomen vor einer Verwechselung mit den früheren Stadien schützen, so ist eine solche bei einer Betrachtung des *accessorischen Chromosoms* ganz und gar ausgeschlossen. Das Monosom zeigt nämlich jetzt eine charakteristische Veränderung. Noch in seiner Separatvesikel klar erkanntlich, zeigt das Heterochromosom eine noch stärkere Kontraktion des Chromatins als die der Autosomen. Und ein Blick auf Fig. 38, 39 lehrt uns ferner, dass sein Chromatin den Beginn einer besonderen Anordnung anzeigt. Während bei den Autosomen das Chromatin noch in unregelmässiger Weise verteilt ist, hat es sich bei dem Monosom zum Teil in dichteren Zügen angesammelt, welche an mehreren Stellen das Chromosom umschlingen.

Der weiteren Entwicklung lässt sich leicht bis zu den in Fig. 40, 41, Taf. XXII, wiedergebenen Zeichnungen folgen. Die darin dargestellte Zelle ist aus einem nach FLEMMING-BENDA fixierten Präparat gezeichnet.

Wir sehen bei Betrachtung dieser Zelle, dass die FLEMMING-BENDA-Fixierung für die Autosomen, die in der Entwicklung dem Monosom gegenüber zurückstehen, eine unzweckmässige ist. Sie zeigen sich nur als unbestimmte Chromatinblöcke in welchen das Chromatin auf der Oberfläche der Chromosomen gesammelt ist.

Bietet also die Betrachtung der Autosomenbilder kein besonderes Interesse, so wird dies um so mehr erweckt hinsichtlich des Verhaltens des Monosoms. Im Monosom hat sich die Anordnung des Chromatins weiter fortgesetzt, und wir stehen jetzt einem Bild gegenüber, welches ebenso überraschend ist beim erstmaligen Antreffen, wie es klar und unzweideutig in unserem Material hervortritt.

In seiner eigenen Vesikel, von den Autosomen klar abgesondert, sehen wir die schönste Chromosomenspirale, welche den Platz des Monosoms eingenommen hat. Von einer Fehlerdeutung kann hier gar nicht die Rede sein. Es ist dies nicht die Frage subtiler mikroskopischer Analyse, sondern die Struktur ist frappant und klar für jeden Betrachter.

Wir haben in den Fig. 42-45, Taf. XXII, vier isolierte Monosomen abgebildet. Sämmtliche sind von derselben Cyste gewählt. Der Bau des Chromosoms ist der einer Drahtfeder. Die Chromosomen sind bei Locusta so gross, dass man bei den verschiedenen Einstellungen der Mikrometerschraube den Verlauf des Spiralfadens verfolgen kann. Dass das aüsserst charakteristische Bild durch einen wahren *Spiralenbau* und nicht durch eine etwa zickzackförmige Anordnung des Chromatins hervorgerufen ist, kann nicht angezweifelt werden.

Besonders interessant ist folgendes Verhalten : Wir sehen dass die Kurven der Spiralen im Einzelmonosom nicht überall gleichgross sind. Die mittlere Partie des Monosoms zeichnet sich immer durch engere Windungen aus, während die beiden Endpartien einen freieren Verlauf der Windungen zeigen, indem nur der aüsserste Teil der beiden Enden wieder zu einer allmählichen Verkleinerung übergeht. Im Uebrigen ist der Spiralenbau erstaunlich regelmässig.

Der soeben besprochene Verlauf der Windungen des Spiralmonosoms ist insofern interessant, als er deutlich von der ursprünglichen Form des aufgelockerten, vakuolisierten Telophasenchromosoms direkt abhängig ist, und zwar in der Weise, dass da wo das Telophasenmonosom am dünnsten ist, in der Scheitelpartie des Bügels, die einzelnen Spiralwindungen den kleinsten Durchmesser zeigen. Umgekehrt steht den dickeren Teilen des Telophasenmonosoms ein grösserer Durchmesser gegenüber. *Der Durchmesser der Spiraltouren ist also von der Masse des oberflächlich angeordneten Chromatins direkt abhängig* (Vgl. Fig. 38, 39 und 42-45, Taf. XXII).

Wir sind nach dieser Beschreibung darauf vorbereitet, dass vielleicht einige der Leser — besonders wenn sie die grosse

Regelmässigkeit der Spiralstruktur in den Zeichnungen betrachten — glauben, dass das Phänomen etwas idealisiert in unserer Berschreibung oder in unseren Zeichnungen wiedergegeben ist. Dies ist aber in keiner Weise der Fall. Wir konnten dazu geneigt sein einige « Zeugen » hier zu nennen. Denn wir haben die Gelegenheit gehabt die in Frage stehenden Chromosomenbilder einer Reihe geübter Cytologen persönlich vorzudemonstrieren.

Wir nennen zuerst Frl. Prof. BONNEVIE, die sich ja um das Studium der Spiralstruktur der Chromosomen besondere Verdienste erworben hat. Wir benutzen auch hier die Gelegenheit Frl. Prof. BONNEVIE für die Liebenswürdigkeit, mit welcher sie uns ihre eigene Präparate demonstriert hat, unseren besten Dank auszusprechen. Vielleicht noch mehr Gewicht wird man hier auf die Forscher legen, die sich von vorne herein mehr zweifelnd in der Frage nach der Spiralstruktur gestellt haben. Wir nennen deshalb Herrn und Frau Prof. SCHREINER, Herrn Prof. BRACHET und Herrn Dr. GÉRARD, den wir allen unserere Präparate und Zeichnungen vorgelegt haben. Durch die liebenswürdige Aufforderung des Herrn Prof. BRACHET haben wir auch die Gelegenheit gehabt, unsere Präparate in einer Conférence laboratoire in seinem Laboratorium vorzuführen.

Von unseren Zeichnungen Fig. 40 und Fig. 41 ist noch zu sagen, dass das Heterochromosom in ihnen etwas tiefer gefärbt hervortritt als es in dem Originalpräparat der Fall ist. Dies hat, wie in der Einleitung angedeutet, den Grund, dass die oberen Schichten der Zelle immer in der Zeichnung am tiefsten gefärbt sind.

Wie gesagt, sind alle diese Zeichnungen Fig. 40 bis Fig. 45 nach nach FLEMMING-BENDA fixierten Präparaten gemacht. Auch in unserem nach HERMANN fixierten Material finden wir entsprechende Bilder, aber die Tendenz dieser Flüssigkeit, etwas mehr aufgequollene Chromosomenbilder als die der FLEMMING'schen zu geben, ist in diesem Stadium verhängnissvoll. Denn die Spirale wird dicker und der Zwischenraum

zwischen den einzelnen Touren tritt deshalb oft nicht klar hervor.

Alle unsere Zeichnungen sind hier nach Eisen-Hämatoxylingefärbten Präparaten gemacht. Eine Nachfärbung mit Lichtgrün gibt nichts wesentlich besseres. Besonders ist es uns niemals gelungen eine gefärbte centrale Lininachse, die von einer Spirale umwunden ist, wie es VEJDOSKY bei den Autosomen beschreibt, zu sehen. Auch mit anderen Färbungsmethoden ist uns dies nicht gelungen. Uebrigens werden wir auf die Frage der Spiralstruktur in unser Diskussion zurückkommen.

Wir betrachten hiermit unsere Beschreibung der Monosomenbilder in diesem Stadium als abgeschlossen und wenden uns nun zu den *Autosomen.*

Wie ein Studium unserer Zeichnungen ergiebt, machen diese, obwohl etwas verspätet, dieselbe Entwicklung durch. In Fig. 46, Taf. XXII (HERMANN's Fix.) sieht man die Kontraktion des Chromatins und ahnt auch die Anlage der künftigen Spiralen. In der abgebildeten Zelle ist nur ein Teil des völlig umgebildeten Heterochromosoms zu sehen. Wir haben deshalb ein anderes (Fig. 47) von derselben Cyste gezeichnet. Fig. 49 zeigt ein mehr fortgeschrittenes Stadium in nach HERMANN fixierten Präparaten, während Fig. 52, dasselbe nach FLEMMING-BENDA's Fixierung wiedergiebt. Es ist hier um die Einzelchromosomen studieren zu können notwendig gewesen, Zellen für die Zeichnung zu wählen, in denen der Schnitt nur einen Anschnitt der Zelle enthält.

Wie wir aus den drei Zellen Fig. 52 ersehen, ist die Spiralstruktur der Chromosomen nicht zu verkennen. Nur ist sie hier nicht so regelmässig wie in dem Monosom. Dies findet wohl darin seine Erklärung, dass die Autosomen nicht in so charakteristischer Weise wie das ganz isoliert liegende Monosom ihre Telophasenform bewahren. Wir sehen auch, dass die Vesikeln, in denen sie liegen, nicht so klar wie die der Heterochromosomen hervortreten.

In Fig. 53, Taf. XXII, ist eine nach FLEMMING-BENDA fixierte Zelle wiedergegeben, in welcher sowohl die Autosomen wie das Monosom in Spiralen umgebildet sind.

Unter Hinweis auf unsere Zeichnungen konstatieren wir, dass die Chromosomenspiralen immer durch eine glatte Oberfläche gekennzeichnet sind.

Ueber die jetzt folgende Entwicklung sind nicht viele Worte zu verlieren. Sie ist besonders durch drei Züge charakterisiert: Erstens die allmähliche Auslängung der Spiralwindungen. Zweitens die gleichtzeitige Kontraktion der Chromosomen in der Längsrichtung. Drittens eine recht bedeutende Zunahme der Masse des Chromatins. Wir geben über diese Entwicklung nur die beiden Zeichnungen Fig. 54 und Fig. 55. Sie demonstrieren, wie wir hoffen, in genügender Weise die Veränderung der Chromosomen. Unser Material ist sehr reich an Cysten, die diese Erscheinung zeigen. Die Zellen sind aber, besonders in den nach HERMANN fixierten Präparaten, so dicht mit dicken noch mehr oder weniger spiralgewundenen Chromosomen angefüllt, dass sie sich nicht leicht in der Zeichnung wiedergeben lassen. In Fig. 55 haben wir eine Zelle gezeichnet, in der man rechts das Monosom sieht und zwar noch in seiner Vesikel und unter Beibehaltung seiner ursprünglichen Grundform. Fig. 56 (FLEMMING-BENDA's Fix.) und Fig. 59 (HERMANN's Fix.) zeigen endlich den Uebergang von diesen Stadien in die folgende Metaphase. (Fig. 60.)

e) Die Spiralstruktur der Chromosomen. Diskussion.

Es erscheint hier angebracht, zu hören was die Literatur über die Spiralstrukturfrage sagt, auch wenn wir selbstverständlich diese nicht in der ganzen Breite, zu welcher sie in den letzten Jahren herangewachsen ist, verfolgen können. Mitnehmen möchten wir nur, was für unsere Arbeit besonders von Bedeutung ist, und zwar so, dass wir das Verhalten der Autosomen und das des Monosoms getrennt behandeln.

Was erstens die Spiralstruktur der *Autosomen* anlangt, so gebührt wie bekannt BONNEVIE das Verdienst durch ihre Entdeckungen diese Frage in den Vordergrund der Forschung gebracht zu haben. BONNEVIE erwähnt selbst (08) einige Verfasser, die ein entsprechendes Verhalten der Chromosom

mehr oder weniger klar wahrgenommen haben. VEJDOVSKY welcher (11-12) der Frage eine eingehende Untersuchung gewidmet hat, erweitert (11-12, S. 6) das Geschichtliche, indem er unter anderem darauf aufmerksam macht, dass schon 1880 J. BARANECKY einen ähnlichen Bau der Chromosomen der Pollenmutterkerne bei *Tradescantia virginica* beschrieben hat.

Er nennt auch andere Verfasser deren Untersuchungen für die Frage von Interesse sind. Wir werden sie deshalb hier nicht wiederholen. Nur möchten wir besonders auf die in dieser Hinsicht interessanten Bilder von JANSSENS (01) hinzeigen.

Bekanntlich gibt VEJDOVSKY trotz Uebereinstimmung in thatsächlichen Ergebnissen eine theoretische Deutung der Befunde, die von BONNEVIE's in verschiedenen Punkten abweicht. Wir werden nicht auf diese Meinungsverschiedenheit hier eingehen, um so mehr als BONNEVIE (13) in einer Sonderarbeit die Unterscheidungspunkte sowie die Uebereinstimmungen einer kritischen Prüfung unterworfen hat.

In der Orthopterenliteratur finden wir aber, dass verschiedene von BONNEVIE und VEJDOVSKY nicht erwähnte Verfasser schon früh eine Spiralstruktur der Spermatogonienchromosomen mehr oder minder klar beschrieben haben. Erstens ist hier wieder SUTTON zu nennen, welcher (00, S. 142) sagt: « When, in the telophase of the transformation division of a primary spermatogonium, the chromatin has reached the utmost limit of diffusion, it begins to take on the form of an extremely fine convoluted or spiral thread in each of the diverticula of the nucleus. » Auch die weitere Beschreibung entspricht in ihrer Kürze den Verhältnissen, die wir bei Locusta kennen gelernt haben, wenn es S. 144 heisst : « The spireme of the prophase attain, by a proces of shortening and thickening, the form of a short, heavy, rough-contoured spiral thread. » Nur sind die Spiralchromosomen bei Locusta nicht « rough-contoured ».

In MONTGOMERY's Arbeit über Syrbula und Lycosa (05) finden wir Zeichnungen, aus welchen man erkennt, dass er ähnliche Bilder vor Auge gehabt hat. Besonders interessant ist

seine Beschreibung des Heterochromosoms, welche wir weiter unten erörtern werden.

Zuletzt sind die in dieser Hinsicht zwar unklaren Zeichnungen ROBERTSON's (08) zu nennen gleichwie PINNEY's Beobachtungen, welche Verfasserin unabhängig von BONNEVIE in demselben Jahre (08, S. 312) in den Spermatogonienprophasen bei *Phrynottetix magnus* klare und zierliche Chromosomenspiralen beschreibt. Ihre Zeichnungen ähneln den von SUTTON gegebenen. Sie sind allzu skizzenmässig gemacht, berechtigen aber nicht zu dem kathegorischen und ganz unbegründeten Urteil VEJDOVSKY's (11,-12 S. 33) : « Die Abbildungen, mit welchen die Verf. die Beschreibung begleitet, bekräftigen den Leser in der Ueberzeugung, dass man es hier mit den gröbsten Artefakten zu tun hat ».

Nebenbei sei hier bemerkt, dass wir in unserem Material niemals die von der Verfasserin in einem etwas früheren Stadium (08, S. 311) beschriebenen « polar granules » « lying close to the vesicular membrane » der einzelnen in Auflockerung begriffenen Chromatinindividuen, gesehen haben.

Eine Arbeit, die auch in diesem Punkte eine eingehendere Besprechung fordert,ist wieder VEJDOVSKY's Untersuchungen über die Spermatogonien bei Decticus (11-12, S. 47).

Es heisst hier : « Im weiteren Fortschritte des Vorganges, wie in Fig. 92 aa, bb abgebildet ist, erscheint die homogene, grünlich sich mit Lichtgrün färbende Liningrundlage stark aufgequollen und ist an der Oberfläche von einem wirklich zierlichen, verhältnissmässig dicken und daher intensiv sich färbenden Spiralfaden begleitet. Diese spiralige Autosomenstruktur ist in allen späteren Generationen der Spermatogonien ohne grössere Schwierigkeiten, namentlich bei genügender Abdifferenzierung bei den grossen Autosomen nachweisbar. Aber auch die mittelgrossen und kleineren Chromosomen weisen dieselbe Struktur auf. »

Obwohl die Zeichnungen VEJDOVSKY's auch hier einen etwas befremdenden Eindruck geben, können wir nach unseren Befunden bei Locusta diese Beschreibung bestätigen,

wenn wir, wie es aus unserem Texte hervorgeht, nicht wie VEJDOVSKY auf Basis einer Lichtgrüntinktion das Wesen des Prozesses zu deuten wagen : Die Chromosomen quellen auf, das Chromatin sammelt sicht an der Oberfläche um später eine spiralförmige Anordnung aufzuweisen, dies ist für uns das Wesentliche.

Wenn VEJDOVSKY also hier auf die Spiralanlage aufmerksam gewesen ist, muss es um so mehr erstaunen, dass er die folgende, sehr charakteristische Entwicklung, (die von uns in Fig. 54, 55, 59 Taf. XXII abgebildeten Stadien) ganz übersehen hat. Von dieser heisst es nur (11-12, S. 47) : « In der späteren Prophase verkürzen und verdicken die Chromosomen allerding in der Weise, dass die spiralige Struktur nicht weiter nachweisbar ist ». Da er keine Zeichnungen gibt, so ist wohl hieraus zu schliessen, dass er hier dieselbe Erklärung wie in seiner Beschreibung der Ascarischromosomen gegeben hat, und daher annimmt, dass auch in der folgenden Metaphase der Spiralaufbau der Chromosomen — obwohl morphologisch nicht nachweisbar — so doch persistiert. Vgl. auch seine Bemerkung (11-12, S. 130) : « Namentlich in den zur Längsteilung sich vorbereitenden Chromosomen vermag man kaum die Spirale infolge der engen Zusammenschiebung der Spiralturen zu erkennen ».

Abgesehen davon, dass eine solche Voraussetzung rein hypothetischer Natur ist, und dass sie, wie BONNEVIE (12, S. 448) sagt : « mit wohlbekannten Teilungserscheinungen in direktem Streit » steht « und für das Verständnis der Längsteilung der Chromosomen erhebliche Schwierigkeiten in den Weg legt », so ist hierüber noch folgendes zu sagen :

Eine Vergleichung unserer Befunde bei Locusta mit den oben erwähnten Orthopterenarbeiten, wo die Entwicklung deutlich denselben Verlauf zeigt, berechtigt uns zu der Annahme, dass die Verhältnisse bei dem nahestehenden Decticus in diesem Punkt ähnliche sind. Wenn VEJDOVSKY nicht diese Entwicklung, die bei Locusta wie oben beschrieben ganz klar und überzeugend verläuft, in seinem Material ver-

folgen konnte, so findet dies wohl wieder darin seine Erklärung, dass er in seinem Material nicht über hinreichend zahlreiche Spermatogonienbilder verfügt hat.

In den übrigen Specialabhandlungen über die Orthopterenspermatogenese finden wir, dass keiner der anderen Forscher auf die Spiralstruktur der Spermatogonienchromosomen aufmerksam gewesen ist. Weder OTTE noch DAVIS, BUCHNER, GÉRARD, GRANATA, um nur einige zu nennen, haben diese aüsserst charakteristischen Chromosomenformen beschrieben oder in Zeichnungen wiedergegeben. Wie wir früher erörtert haben, ist auch beinahe ohne Ausnahme ihr Material zu spät im Jahre fixiert, und es ist mehr als ein Zufall, dass SUTTON, welcher die Entwicklung der *Spermatogonien* zum Gegenstand seiner Monographie gemacht und deshalb auch früh im Jahre sein Material fixiert hat, der Forscher ist, welcher vor 13 Jahren zweifelsohne Bilder wie die unsrigen gesehen hat, obwohl er offenbar nicht Gelegenheit hatte, sie so eingehend zu studieren, wie wir es in unserem Material vermocht haben. Dass auch die Fixierung der Spermatogonien selbstverständlich bei dieser Untersuchung von grosser Bedeutung ist, haben wir schon in unserer Einleitung hervorgehoben.

Was OTTE anlangt so ist zu sagen, dass seine Bilder Fig. 1 bis 6 offenbar nach Zellen, welche die Veränderungen, die wir als für die Telophasen der sekundären Spermatogonien als charakteristisch beschrieben haben, gezeichnet sind. Wie oben erwähnt, ist seine Beschreibung über einen Zerfall der Chromosomen in Chromatinkörner missverstanden. Und ganz falsch ist seine Schilderung (07, S. 440) der Prophase, wo es heisst : « Allmählich verdichten sich die Chromatinhaufen wieder und nehmen regelmässige Gestalt an ». Die aüsserst frappanten Spiralbilder hat er ganz übersehen.

Den letzten für unsere Arbeit sehr interessanten Beitrag zur Lösung dieser Frage, finden wir in WILSON's überaus fesselnder Arbeit : Studies on Chromosomes VIII.

Der Verfasser hat hier, um seine Befunde über die Entste-

hung der Leptotänefäden mit den Prozessen der Spermatogonienprophasen zu vergleichen, zwei Mc. CLUNG'schen Serien von Phrynotettix studiert. Auf Grundlage dieser Untersuchung gibt er eine kurze Beschreibung der Spermatogonienbilder bei dieser Orthoptere, welche mit den Verhältnissen, wie sie von uns bei Locusta beschrieben sind, übereinstimmt. Seine ganze Diskussion S. 370-373 ist vom grössten Interesse, und wir können in dieser Hinsicht nicht besser unsere Resultate bei Locusta zusammenfassen als mit den Hauptsätzen in welchen Wilson seine Befunde bei Phrynotettix (12, S. 372) sammelt. Der Verfasser sagt hier :

« The points that I would here emphazize are :

I. — The extreme clearness with which the spiral threads are seen, which removes every possible doubt as to what is taking place.

2. — The fact that the threads are separated from the time of their first formation. Apparently there can be no question here of a continuous spireme.

3. — The transitional conditions seen in the same cysts, which prove these stages to be prophases, not telophases. In this respect the phenomenon is different from that discovered by BONNEVIE (08, 11) in Ascaris and Allium, where the spiral thread is formed in the telophase-chromosomes and uncoils to form the threadwork of the resting nucleus.

4. — The certainty that the spirals are single, not double, i. e., do not consist of two interlacing spirals as has recently been described in the telophase-chromosomes of Tryxalis by Brunelli (10) and in the final anaphase-chromosomes of Amphibia by Schneider (11) and Dehorne (11).

5. — The strong evidence thus afforded that only one thread arises from each chromatine-mass. »

Auf einem Punkte drückt sich der Verfasser mit einer gewissen Vorsicht aus. Er sagt von den Chromatinkörperchen von welchen er die Spiralen ableitet (12, S. 372) : « Whether these bodies are individually derived from the anaphasechromosomes of the preceding anaphase can not here be

determined, but Miss Pinney's observations make it highly probable that such is the case. »

Wie wir gesehen haben, kann bei Locusta kein Zweifel hierüber sein. Sowohl das Verhalten der hufeisenförmigen Autosomen wie das des Heterochromosoms gibt eine klare Antwort auf diese Frage.

Betrachten wir jetzt die *Heterochromosomenbilder*, die wir in diesem Stadium beschrieben haben. Wir wollen dabei ausgehen von einer « vorläufigen Mitteilung » von Vesely, Prag, die während unserer Arbeit erschienen ist. Die Abhandlung trägt den Ueberschrift : « Zur Struktur des Monosoms in der Spermatogenese der Orthopteren. »

Der Verfasser, welcher erst ganz kurz die Literatur über den Spiralstruktur der Autsomen erwähnt, sagt später (13, S. 571) : « Anders verhält es sich mit den sogenannten akzessorischen Chromosomen, oder Monosomen der Orthopteren. In allen Mitteilungen über dies Körperchen begegnen wir den Angaben, dass die auch als Geschlechtschromosomen deuteten Gebilde aus einer kompakten homogenen Substanz bestehen. Bei meinen Studien über die Spermatogenese der Orthopteren bin ich indessen zur Ueberzeugung gekommen, dass auch das Monosom typisch gebaut ist, dass nämlich auch hier an der Oberfläche einer achromatischen centralen Achse sich eine aus einem ziemlich dicken Chromonema bestehenden Spirale windet. »

Von ähnlichen Beobachtungen citiert der Verfasser nur Vejdovsky's, welcher auch ohne hierauf näher einzugehen oder Zeichnungen wiederzugeben sagt, dass er das Monosom « bei Diestramena sogar schon in den primären Spermatogonien als einen dünnen spiralig gewundenen Faden gefunden hat. » (11-12, S. 69).

Die Mitteilung Vesely's interessiert uns besonders, weil er auch *Locusta viridissima* als Material seiner Untersuchungen verwendet hat. Die beiden Figuren, die er, Fig. 3 und 4, zur Demonstrierung seiner Monosomenspiralen wiedergibt, weichen aber so wesentlich von den unsrigen ab, dass es

kaum denkbar ist, dass er dieselben Bilder vor Auge gehabt hat. Besonders Fig. 4 macht, wenn wir sie mit unseren Befunden bei Locusta vergleichen, einen ganz und gar befremdenden Eindruck.

Auch das Literaturstudium des Verfassers hat offenbar einen etwas vorläufigen Charakter. Seine oben citierte Aüsserung über die Orthopterenliteratur trifft nämlich nicht zu.

Die bei weitem grösste Anzahl der Orthopterenforscher hat zwar die Spiralstruktur des Spermatogonienmonosoms nicht entdeckt und es als aus einer kompakten homogenen Substanz bestehend beschrieben. Und keiner hat auch die Bedeutung und weitere Entwicklung des spiralförmigen Monosoms verfolgt. Insofern haben deshalb unsere Beobachtungen hier den Charakter einer Neuentdeckung. Suchen wir aber in der Literatur, so finden wir nichtsdestoweniger bei einzelnen amerikanischen Forschern Beschreibungen, die jedenfalls als Vorläufer der unsrigen aufgefasst werden müssen.

In Sutton's schon oft citierter Arbeit (00) finden wir nur eine Zeichnung, Fig. 15, die uns in dieser Hinsicht interessiert. Wir ahnen schon hier die Spiralstruktur des Monosoms, obwohl der Verfasser nicht selbst in seiner Beschreibung darauf aufmerksam gemacht hat. Er erwähnt das Gebilde (00, S. 158) nur als « the irregulare body », welcher er mit dem Monosom identifiziert. Auf einer späteren Entwicklungstufe beschreibt er das accessorische Chromosom als ein Chromatinstab « oft becoming twisted. »

Montgomery gibt in seiner Arbeit 1905 zwei Zeichnungen von « prophases of the last spermatogonic mitoses » bei Syrbula (Fig. 3 und 4), die wir sehr beachten müssen. Hier hat er offenbar dass spiralförmige Heterochromosom (n. 2) gezeichnet. In der Beschreibung heisst es (05, S. 165) : « The only point deserving particular comment in the stages is a chromatin element, marked n. 2 in the figures, that is found in every cell ; it is a portion of the chromatin spirem of smaller diameter than the other segments, much more convolute and in such a manner as to represent a small

corkscrew and frequently appearing to be enclosed within its peculiar membrane. It resembels in this respect the accessory chromosome described by SUTTON (1900) for the spermatogonia by Brachystola. »

Es ist offenbar, dass wir hier mit ähnlichen Verhältnissen wie wir sie bei Locusta sahen, zu tun haben, obwohl wir dem Verfasser gar nicht folgen können, wenn er die weitere Entwicklung verfolgt. Von dieser heisst es nämlich (05. S. 168): « When the nuclear membrane has completely dissolved away this single loop segments into two, which are still to be distinguished from other chromosomes of the same lenght by narrow diameter and more spiral form ».

Zuletzt ist hier endlich PINNEY (08) zu nennen, bei welcher Verfasserin wir, Fig. 13, das Heterochromosom der Spermatogonienprophasen als eine, zwar unregelmässige, Spirale in seiner isolierten Vesikel abgebildet vorfinden. Die Verfasserin gibt in der Beschreibung keinen Kommentar dieser Zeichnung. So gilt also auch hier, wie von den oben referierten Arbeiten, dass die erwähnte Beobachtung unvollständig und losgerissen in der Darstellung hevortritt. Eine zusammenhängende Beschreibung der Entwicklung des Heterochromosoms bei diesem sehr interessanten Stadium seiner Laufbahn, wie wir sie bei Locusta kennen gelernt haben, hat es, soweit uns bekannt, nicht früher in der Literatur gegeben.

Einige allgemeine Bemerkungen zur Frage der Spiralstruktur der Chromosomen lassen wir hier folgen :

Wir haben in unserer Beschreibung der Spiralstrukturen gar nicht den komplizierten Apparat, mit welchem VEJDOVSKY operiert, nötig gehabt. Ueberhaupt haben wir den Eindruck, dass dieser Verfasser in seiner so weit geführten Analyse des feineren Baues der Chromosomen in Gefahr gerät, da wo die objektive Beobachtung der Detaillen nicht hinreichend sichere Resultaten bietet, die Lücken durch theoretische Betrachtungen auszufüllen, um die Richtigkeit seiner Lehre von dem Chromosomenbau zu beweisen.

Wir müssen auch wiederholt bei späteren Entwicklungsstadien, wo Vejodovsky und Bonnevie einen Spiralenaufbau beschrieben haben, Abstand nehmen. Unser Eindruck der Chromosomenspiralen steht im Ganzen viel besser mit der von Wilson (12) gegebenen Beschreibung in Einklang.

Als Ergebniss unserer Untersuchung möchten wir folgendes hervorheben :

1) *Unsere Beobachtungen* — auch mit Hilfe der von Vejdovsky empfohlenen Färbemethoden — *berechtigen gar nicht zu der Auffassung, dass ein Aufbau der Chromosomen aus zwei Bestandteilen, einer achromatischen centralen Lininachsen um welche sich ein aüsserer chromatischer Spiralfaden windet, ein allgemeiner Chromosomencharakter ist.*

2) *Klare und unzweideutige Spiralstrukturen finden wir in unserem Material nur in den beschriebenen Prophasen der sekundären Spermatogonien.*

3) *Der erwähnten Spiralstruktur legen wir nach unseren Untersuchungen bei Locusta nur einen rein morphologischen Wert bei. Wir können ihr mit anderen Worten nicht eine tiefe prinzipielle Bedeutung beimessen,* wie es verschiedene Verfasser in den späteren Jahren getan haben.

4) *Diese unsere Schlussfolgerungen scheinen uns um so mehr von Bedeutung zu sein, als wir mit einem Material gearbeitet haben, in welchem die Spiralstruktur, besonders was das Heterochromosom anlangt, auf einer Entwicklungsstufe schöner als in irgend einer anderen uns bekannten Chromosomenarbeit hervortritt. Wäre dieser Aufbau der Chromosomen wirklich eine generelle Chromosomeneigenschaft, dann wäre es unzweifelhaft zu erwarten, dass er bei Locusta auch in den anderen Entwicklungsstadien demonstrierbar sei.*

— Indem wir nun unsere Beschreibung der Spermatogonien abschliessen, wollen wir schliesslich noch hervorheben, dass es also *in unserem Material gelungen ist, eine Sonderung in primären und sekundären Spermatogonien durchzuführen, welche sich nicht auf Charakteren wie Grössenunterschied, Cys-*

tenanordung, etc., gründet, sondern auf rein morphologischen, klar ins Auge tretenden Verschiedenheiten im Verhalten des Chromatins.

Ueber den Grund dieses verschiedenen Verhaltens können wir selbstverständlich nur Vermutungen aussprechen. Eine Annahme, die sich bei der Betrachtung der mikroskopischen Bilder dem Beobachter aufzwingt, ist die, dass es zu der Schnelligkeit, mit welcher die Teilungen nacheinander folgen, in Beziehung steht. Die primären Spermatogonien mit ihren Ruhekernen geben sämmtliche den Eindruck, dass sich hier die Teilungsvorgänge nicht rasch vollziehen. Im Gegensatz hierzu ist es zweifellos, dass die sekundären Spermatogonien, bei welchen zwischen den einzelnen Generationen keine Ruhestadien eintreten, in sehr raschen Teilungen sich entwickeln.

Wir können uns auch nicht von dem Eindruck frei machen, dass die spiralige Anordnung des Chromatins in irgend einer Weise von der Schnelligkeit des Teilungsvorganges abhängig ist.

Diese Schnelligkeit verbindet sich natürlich mit einem entsprechend raschen Wachstum der Chromosomen zwischen den Teilungen. Denn erst die letzten Spermatogoniengenerationen zeigen eine deutliche Grössenabnahme der Zellen und damit der Chromosomen. In den früheren Generationen der sekundären Spermatogonien wachsen die beiden Tochterchromosomen, die aus einer Mitose resultieren, offenbar sehr schnell beinahe zu der teilungsreifen Grösse des Mutterchromosoms heran.

Es mag offen bleiben, ob die Spiralige Anordnung des Chromatins innerhalb der einzelnen Chromosomenindividuen unter diesen Verhältnissen als eine « zweckmässige » aufgefasst werden darf, in derselben Weise wie etwa die rosettenförmige Anordnung der Chromosomen in den Aequatorialplatten vieler Insekten, welche bekanntlich meist von den Verfassern als durch Platzzwecke bestimmt erklärt wird.

Wir brauchen wohl darauf nicht aufmerksam zu machen, dass diese hier angedeutete Möglichkeit selbstverständlich

nicht beansprucht eine wirkliche Erklärung zu sein. Hierbei wollen wir nur gleichzeitig darauf aufmerksam machen, dass das Material in welchem Bonnevie besonders klar die Spiralbildung gesehen hat — in den Furchungsteilungen bei *Ascaris megal.* und in der Wurzelspitze von *Allium cepa* — durch Zellen, die in sehr rascher Teilung begriffen sind, charakterisiert ist. In den recht häufig auftretenden, sehr klaren Teilungen der Bindegewebszellen bei Locusta haben wir, obwohl wir darauf unsere Aufmerksamkeit gerichtet gehabt haben, nicht, weder in der Telophase noch in der Prophase, Bilder gesehen, die als Stütze der Lehre von dem generellen Spiralenbau der Chromosomen genommen werden dürfen.

V. Die Reifungsperiode.

1. Die Spermatocyten I Ordnung.

a) Bildung der dünnen Bügel.

(Noyau leptotène, von Winiwarter; leptonema, Grégoire).

Wenn *Locusta viridissima* ein aussergewöhnlich geeignetes Material für das Studium der Spermatogonien ist, so gilt dies nicht in demselben Masse von dem Stadium, in welchem die Leptotänefäden gebildet werden.

Eine grosse Chromosomenzahl legt nämlich hier dem Detailstudium und besonders dem Zeichnen der Zellen verhältnismässig grosse Schwierigkeiten in den Weg.

Wie oben schon erwähnt, erleiden die Zellen, besonders während der letzten Spermatogonienteilungen, eine nicht unbedeutende Grössenreduktion. Dieser Umstand vermehrt auch selbstverständlich die Schwierigkeiten.

Für die Beschreibung dieser wichtigen Entwicklungsstufe nehmen wir unseren Ausgangspunkt von den Fig. 61 und 62, Taf. XXII. Diese Zellen repräsentieren, was wir später diskutieren wollen, Telophasen der letzten Spermatogoniengeneration.

Die Grössenabnahme tritt klar hervor. Frappant ist ferner

das isoliert gelegene wurstförmige Heterochromosom (Fig. 61, 62, links).

Autosomen. — Unregelmässig in der mittleren, hellen Zellenpartie verteilt, sehen wir die Autosomen als aufgelockerte, aber noch individualisierte Chromatinblöcke, die untereinander zum Teil durch feine Ausläufer in Verbindung stehen. Der Grössenunterschied der einzelnen Chromosomen tritt noch hervor, und in einzelnen Zellen kann man auch die grossen, hufeisenförmigen Chromosomenindividuen erkennen.

Das Chromatin scheint in unregelmässiger Weise zur Oberfläche der Chromosomen angeordnet zu sein wie in den früher beschriebenen Telophasenchromosomen, welchen sie auch sonst recht ähnlich sind. Dass diese Zellen auch thatsächlich Telophasenzellen sind, geht aus dem Umstand hervor, dass wir bei Locusta Gelegenheit haben, ihre Entwicklung von der Anaphase mit dem Schwund des Spindelrestes etc. zu verfolgen.

Von den früheren Telophasen der sekundären Spermatogonien zeigen sie morphologisch besonders zwei Unterschiedsmerkmale. Erstens sind die einzelnen Chromosomen entschieden kleiner als dies in dem entsprechenden Stadium der früheren Telophasen der Fall ist (Vgl. Fig. 35, Taf. XXII). Zweitens ist von einer Cystenbildung um die Chromosomen herum keine Spur zu sehen.

Auch das *Monosom* zeigt ein etwas anderes Bild, es ist plumper und mehr kontrahiert.

Dass diese Zellen die *letzte* Spermatogoniengeneration repräsentieren, geht teils schon aus dem Gesagten hervor, teils mit Sicherheit aus dem Umstand, dass wir im Hodenschlauche distal von diesen Zellbildern, nimmer die oben beschriebenen, charakteristischen Prophasenbildern antreffen, sondern nur weitere Entwicklungsstufen der Spermatocyten erster Ordnung.

Das hier geschilderte Stadium entspricht offenbar dem von Wilson (12) als « stage b » bezeichneten. Wenn dieser Verfasser in seinem Material findet, dass es in einzelnen Formen « is

certainly separated from the telophase by an intervening net-like stage » so haben wir bei Locusta nichts Aehnliches vorgefunden, wenn wir nicht die eben beschriebene Auflockerung der Chromosomen als eine « condition of a resting nucleus » (12, S. 365) auffassen wollen.

Die weitere Entwicklung ist bei Locusta folgende : Der Auflockerungsprozess des Chromatins schreitet weiter fort. Er scheint in einer Aufquellung der Chromosomenindividuen seinen Grund zu haben, ganz wie dies in den Telophasenstadien der Spermatogonien der Fall war. Während sie aber in den Spermatogonien in regelmässige, glatt konturierte charakteristische Spiralbilder hinüberleitete, ist dies hier nicht der Fall. In den jungen Spermatocyten — als solche sind nämlich diese Zellen zweifellos aufzufassen — sehen wir das Chromatin in ganz unregelmässiger Weise, als quer und schief verlaufende, verschieden dicke, ungleich stark gefärbte Züge die Oberfläche des jetzt nur undeutlich persistierenden Einzel-« Chromosoms » umspinnen. Nach und nach sieht man stellenweise eine mehr oder minder ausgesprochene Fadenanlage sich bilden (Fig. 63) die, wie Davis sagt (08, S. 80), « can be seen to be transformed by a sort of unraveling process into a chromatin thread ».

Der ganze Prozess ähnelt sehr dem von Schreiner's (05 *a*, S. 12) bei Tomopteris beschriebenen und ist offenbar identisch mit dem von Davis und von Buchner (09, S. 344) gesehenen, obgleich wir nicht wie diese Verfasser einen körnigen Zerfall der Fadenanlagen gefunden haben. Vejdovsky nimmt auch (11-12, S. 48) von der Buchner'schen Chromiolentheorie Abstand, indem er sie von der Mc. Clung'schen Chromomerenbeschreibung ableitet. Wir müssen uns der Kritik, welche Vejdovsky gibt, anschliessen.

Im Wesentlichen stützen auch unsere Befunde den von Wilson (12, S. 367) ausgsesprochenen Satz : « The process involves the resolution of the paler massive bodies into closely convoluted or coiled threads, which then uncoil or unravel to form the leptotene-threads of the succeeding stage » Am besten stimmen unsere Beobachtungen mit der von die-

sein Autor gegebenen Beschreibung der Verhältnisse bei Oncopeltus (12, S. 368; Fig. 52-55). Wenn aber derselbe Verfasser auch hier von « the *spiral* or contorted course » redet, wie er auch S. 373 sagt « This processus is clearly analogous to that seen in the spermatogonial prophases », so müssen wir bei Locusta hier eine Einschränkung machen.

Deutliche Spiralstrukturen haben wir bei Locusta in diesem Stadium nicht gesehen, wenn wir nicht mehr zufällige Windungen, die Spiralen nachahmen können, als solche auffassen. Eben hierin haben wir nach unserer Meinung ein klares, morphologisches Kennzeichen, um die Leptotänenanlagen (Fig. 63, 64 Taf. XXII) leicht und klar von den früheren Prophasenchromosomen der Spermatogonien unterscheiden zu können (Fig. 52, 53, Taf. XXII). *Die Verhältnisse, welche die Spiralbildung hervorrufen, haben offenbar aufgehört sich geltend zu machen.* Dies findet sowohl in den Autosomenbildern wie im Monosom seinen Ausdruck.

Aus diesen Bemerkungen erhellt ohne weiteres, dass die Schilderung, welche Vejdovsky von Decticus gibt, bei Locusta keine Anwendung finden kann. Vejdovsky sagt (11-12, S. 50) von den Autosomen, von welchen er die Leptotänefäden ableitet, dass an ihrer Oberfläche « dunkler sich färbende, quere oder schief verlaufende Streifen auftreten, die im grossen Ganzen auf eine spiralige Anordnung des Chromatinfadens schliessen lassen. Natürlich ist diese Deutung durch die vorgehende Kenntniss der Chromosomenbaues von Ascaris erleichtert ». Die Zeichnung, Fig. 94, welche dies illustrieren soll, scheint uns wenig überzeugend.

Wir meinen überhaupt, dass man, um von einer wirklichen Spiralstruktur der Chromosomen sprechen zu können, viel strenger in seiner Kritik sein muss als mehrere Forscher, welche in den späteren Jahren die Spiraltheorie verfochten haben, und welche, wenn sie eine mehr oder minder unregelmässige zickzackförmige, etc. Anordnung des Chromatins beobachten, sofort von dem Vorhandensein der erwünschten Spiralen überzeugt sind.

Zuletzt sei betont, dass die ganze Ueberlegung, nach wel-

cher WILSON schliesst, dass « but one thread is formed from each mass » und dass « the threads are separate » (12, S. 369, 371) durchaus auf unseres Material ihre Anwendung findet. Wir wollen dies nur feststellen und die Begründug hier nicht wiederholen. In derselben Richtung wie WILSON sprechen sich hier auch die meisten neueren Orthopterenforscher aus, vgl. DAVIS (08, S. 80), BUCHNER (09, S. 345) und VEJDOVSKY (11-12, S. 50).

Von OTTE's Untersuchungen ist in dieser Hinsicht mit VEJDOVSKY (11-12, S. 50) zu sagen : « Merkwürdigerweise hat OTTE dieses Stadium übersehen. »

BUCHNER's Aüsserung über die Verhältnisse bei Decticus (09, S. 345) « der Kern wird immer gleichmässiger von den Fadenwerk durchzogen, teilweise Verdichtungen, die immer noch auf die Chromosomen zurückgewiesen haben, verschwinden vollends » gibt auch für die nächstfolgende Entwicklung bei Locusta die beste Charakteristik. Wie aus einer Betrachtung unserer Zeichnungen (Fig. 63-66, Taf. XXII) hervorgeht, zeigt nämlich das Chromatin jetzt eine Tendenz, sich in einem erst ovalen, dann allmählich mehr rundlichen Kern anzusammeln. Die zuletzt gebildete Kernvakuole ist ganz von sehr dünnen unregelmässigen Fäden erfüllt.

Wie VEJDOVSKY es (11-12, S. 57) beschreibt, sind in diesem Stadium die Zellen durch eine unverkennbare diffus graue Färbung des Kernenchylems charakterisiert. Die Erklärung dieser Erscheinung, welche VEJDOVSKY gibt, mag vielleicht auch für Locusta gelten. Wir haben aber nicht auf Basis unserer Färbungen gewagt, so weitgehende Schlüsse über das gegenseitige Verhalten des Chromatins und des Lininsubstrates, wie VEJDOVSKY es tut, zu ziehen.

Unterdessen setzt sich die Entwicklung weiter fort. Nach Zellen, die das Aussehen Fig. 65,66 zeigen, begegnen wir mehr distal im Hodenschlauch Bildern wie Fig. 67. Die ganze Zelle hat bedeutend an Grösse zugenommen. Die einzelnen Fäden zeigen deshalb einen freieren Verlauf, sie sind dicker geworden und die geschlängelten, sich in unregelmässiger Weise kreuzenden Fäden lassen sich streckenweise verfolgen. Auch ist

gleichzeitig die diffus graue Färbung des Kernenchylems geschwunden, was die Untersuchung erleichtert.

Von Bedeutung ist, dass wir auch in Zellenregionen, wo der Schnitt nicht getroffen hat, freie Fadenenden im Kernlumen hereinragen sehen können.

Nun machen sich in der Zelle orientierende Kräfte bemerkbar. Wir sehen, dass die Chromatinfäden eine Tendenz zeigen, nach einem Punkt im Cytoplasma zu convergieren. Von den ersten schwachen Andeutungen ab lässt sich dieser Prozess stufenweise verfolgen bis zu dem in Fig. 83, Taf. XXII abgebildeten Stadium, wo die Fäden die meist unzweifelhafte Polarisation zeigen.

In günstig getroffenen Zellen kann man sich jetzt leicht davon überzeugen, dass die einzelnen Chromatinfäden in der Wirklichkeit deutliche Chromatin*bügel* sind, deren freie Enden gegen den « Pol » der Zelle hinzeigen. Auf diesen Begriff werden wir bald, bei derBesprechung des Cytoplasmas eingehen. Hier sei nur gesagt, dass er an der grösseren Ansammlung des Cytoplasmas und an den hier gelegenen protoplamastischen Differenzierungen zu erkennen ist.

Die Scheitel der Bügel sind immer gegen den Gegenpol der Zelle gerichtet ; wie klar aber der Bügelcharakter der Chromatinfäden hervortritt, ist von der Grösse der einzelnen Bügel abhängig.

Wir sind hier auf einem für unsere Untersuchung sehr wichtigen Punkt. Es zeigt sich nämlich, dass die einzelnen Chromatinbügel von ausserordentlich verschiedener Grösse sind. Von ganz kleinen Bügeln, deren Scheitel von der Seite gesehen nicht über den Aequatorialplan der Zelle reicht, finden wir bis zu Bügeln, derer Länge offenbar die eines Kernmeredians weit überschreitet, alle Uebergänge. Die letzten müssen, um Platz zu finden, in grossen Schlingen und Buchten verlaufen.

Der Grössenunterschied bringt es mit sich, dass am Polteil des Kerns, wo die zahlreichen kleinen Bügel ihren Platz einnehmen, eine dichtere Ansammlung des Chromatins ist als

am Gegenpol, wo die grossen, geschlängelten Bügel einen freieren Verlauf bekommen.

Die Polarisation der Chromatinbügel kann schon in diesem Stadium mit zwingender Deutlichkeit erkannt werden, um später noch frappanter zu sein, und es muss, wie VEJDOVSKY (11-12, S. 57) und BUCHNER (09. S. 347) betont, in höchstem Masse erstaunen, dass es weder aus den Zeichnungen noch aus den Beschreibungen OTTE's hervorgeht, dass er auf dieses Verhalten aufmerksam gewesen ist.

Indem wir jetzt vorläufig die Autosomen verlassen, wollen wir nur noch auf folgende Punkte hinweisen :

Wie man sieht, haben wir in den jungen Spermatocyten in keinem Stadium eine Verbindung der Fäden zu einem Kernnetz beschrieben, wie dies GÉRARD bei *Stenobothrus biguttulus* gemacht hat (09, S. 57). Bei Locusta kreuzen sich die mehr oder minder klaren Fäden zweifellos in den verschiedensten Niveaus ohne Knotenpunkte zu bilden. Unsere Beobachtungen schliessen sich den Befunden der meisten Heuschreckenuntersucher der letzteren Jahren an. Siehe z.B. BUCHNER's Aüsserung (09, S. 345).

Ganz ähnlich spricht sich in dieser Hinsicht auch OTTE aus, und wir können hier seine Aussage nur bestätigen.

Ein Verhalten, das in unseren Zeichnungen nicht in genügender Weise seinen Ausdruck findet, ist die von mehreren Verfassern, u.a. besonders VEJDOVSKY, beschriebene geringere Färbbarkeit der Autosomen während eines Stadiums der jungen Spermatocyten. Bei Locusta ist dies besonders in einem Stadium, welches zwischen Fig 67 und Fig. 85, Taf. XXII, liegt, klar ausgesprochen. Thatsächlich erscheinen auch bei Locusta, wie VEJDOVSKY (11-12, S. 58) von Decticus sagt, diese Cysten wie « blassere Insel » in den Hodenfollikeln. Wenn dies Verhalten nicht aus unseren Zeichnungen genügend hervorgeht, so hat dies in der von uns S. 590 gegebenen Erklärung der Prinzipien, welchen bei dem Zeichnen gefolgt ist, sein Grund.

Zuletzt müssen wir uns DAVIS anschliessen, wenn er (08,

S. 71) sagt : « It is however undoubtly true, that at this stage (early part of stage a) and at no other, the chromatin showes a marked tendency to contract away from the nuclear membrane if not properly fixed ». DAVIS « early part of stage a » korrespondiert mit dem Stadium, das in unseren Fig. 63-66, Taf. XXII, wiedergegeben ist. Wir erwähnen nur hier diese Tendenz. Später werden wir sie noch mit einigen Worten besprechen.

Monosom. — Verfolgen wir nun das Verhalten des Monosoms während dieses Stadiums der Entwicklung. Wir begegnen hier Zügen, die von grossem Interesse sind. Wir finden zunächst in den Telophasen der letzten Spermatogoniengeneration (Fig. 61, 62, Taf. XXII) das Heterochromosom als eine wohl definierte, wurstförmige Bildung im Cytoplasma ausserhalb der Autosomen. Es zeichnet sich von den Telophasenmonosomen der früheren sekundären Spermatogonien durch eine etwas plumpere V-form, (Vgl. Fig. 31, 32, 34, Taf. XXI), und durch Fehlen einer umgebenden helleren Zone aus.

Auch hier ist aber zweifellos das Chromatin unregelmässig an der Oberfläche des Monosoms gesammelt, während das Innere durchsichtig ist. Das Aussehen geht ohne weitere Beschreibung aus den Zeichnungen hervor. Aus diesen sieht man auch, dass es einer Kontraktion unterliegt. (Fig. 63-65, Taf. XXII.)

Indem jetzt die Zellen zu wachsen anfangen, vermehrt auch das Monosom seine Masse und färbt sich tiefer schwarz. Die Oberfläche, die bisher uneben und etwas haarig gewesen ist, wird jetzt glatt und homogen, während das Innere deutlich vakuolisiert ist (Fig. 67-69).

Die frühere V-form ist hierbei völlig verloren gegangen. In Fig. 67 ist das Monosom von der Seite, in Fig. 68 der Fläche nach gesehen. Gleichzeitig wird das Heterochromosom in das neu gebildete Kernlumen eingeschlossen, wo es immer einen Platz nahe an der Kernmembrane einnimmt.

Mit der weiteren Ausbildung der Autosomen geht ein Zu-

stand lebhafter Aktivität im Monosom parallel. Wir geben in den Fig. 70-82, Taf. XXII, zwölf Bilder der folgenden Entwicklung wieder. Diese vollzieht sich sehr schnell, und verschiedene Entwicklungsstufen finden sich innerhalb derselben Cyste. So sind Fig. 70-72 aus einer Cyste, Fig. 73-75 aus einer, und Fig. 76-78 wieder aus einer und derselben Cyste gezeichnet. Wir sehen wie der Vakuolisierungsprozess offenbar in einer loseren Konsistenz des Monosoms resultiert. Aus dem ganzen Unwandlungsprozess spinnt sich stufenweise eine neue V-form des Monosoms, dessen beiden Arme miteinander einen mehr oder minder offenen Winkel bilden, heraus. (Fig. 79-80.) Jetzt fängt eine Kontraktion des Chromatins wieder an, und man begegnet Bildern wie den in Fig. 81-82 gezeichneten, welche für die Zellen, in welchen die ersten Spuren der Polarisation der Autosomen sich kundgeben, charakteristisch sind. Mit anderen Worten : unsere Monosomenbilder Fig. 69 bis Fig. 82, Taf. XXII, müssen alle zwischen den Zellenbildern Fig. 67 und Fig. 83 eingeschoben werden. Was die Lage des Monosoms in der Zelle anbetrifft, so ist sie noch keine konstante; nur ist es immer an der Oberfläche des Kernlumens innerhalb der Kernmembrane gelegen.

Bei einem Vergleich unserer Befunde mit den in der Literatur referierten, finden wir zunächst bei einer Reihe von Forschern z.B. Sutton, Davis, Otte, teils aus der Beschreibung, teils aus den Figuren, dass das Monosom erst nach einer Zeit, in welcher es frei im Cytoplasma gelegen hat, im Kernlumen eingeschlossen wird. Dieses Verhalten dürfte deshalb in diesem und nebenstehendem Material als ein allgemeines gelten.

Untersuchen wir dann die genauere Beschreibung des Monosoms,so sehen wir aber, dass die Aussagen so weit auseinander gehen, dass hier eine eingehendere Analyse der Literatur kaum fruchtbar ist. Einzelne Forscher schreiben dem Heterochromosom während dieses Stadiums ein kompaktes, homogenes Aussehen zu, während andere, unter denen erst de Sinéty zu nennen ist, die meist variierten Formveränderungen des Monosoms beschreiben. Am weitesten geht wohl Mc.

Clung, welcher zwar von einem etwas späteren Stadium (02, S. 193) sagt : « I have been fortunate enough in preparations of Orchesticus, to discover that the accessory is really at this time in form of a long coiled thread. » Wir citieren seine Bemerkung hier, weil es offenbar diese ist, die Otte verleitet hat, bei Locusta ein ähnliches Verhalten zu beobachten. Otte sagt (07, S. 447) « Auf etwas stärker differenzierten Präparaten erkennt man, dass das accessorische Chromosom aus einem feinen Fadenknaüel besteht (Fig. 13, a) ».

Diese Beschreibung entspricht in keiner Weise dem Verhalten, das wir bei Locusta kennen gelernt haben. Vermutlich ist es die Vakuolisierung, die von Otte in dieser Weise gedeutet wird. Auch von seiner weiteren Schilderung des Monosoms müssen wir auf diesem Punkte gänzlich Abstand nehmen.

Bilder, welche unseren eigenen näher kommen, finden wir bei Granata (10), Fig. 23a. Ueberhaupt können wir uns, trotz der grossen Unterschiede, bei der Betrachtung der Literatur von dem Eindruck nicht befreien, dass die Entwicklung, die wir bei Locusta gesehen haben, sich als typisch für das Verhalten des Monosoms bei den Heuschrecken zeigen wird. Es geht aus den Zeichnungen klar hervor, dass viele Verschiedenheiten in den Bildern als ein Resultat ungenügender Abdifferenzierung zu betrachten sind. Diese Meinung wird auch dadurch bestärkt, dass der ganze Prozess in der Bildung eines hufeisenförmigen Monosoms endet, einer Monosomenform, welcher wir in der Literatur in diesem Stadium wiederholt begegnen. Weiter unten werden wir versuchen diese Frage zu erleuchten.

In der früher erwähnten vorläufigen Mitteilung Vesely's finden wir (13, S. 573) die Beschreibung eines spiralförmigen Monosoms in den jungen Spermatocyten einer Acridide. Die Schilderung unterscheidet sich in so absoluter Weise von allen anderen in der Orthopterenliteratur gegebenen Darstellungen des Spermatocytenmonosoms, dass wir nicht zögern, sie auf eine grobe Fehlerbeobachtung zurückzuführen. Es heisst hier

u.a. von dem Monosom, « dass es dieselbe Struktur aufweist, die ich gerade für die Autosomen geschildert habe ». — « Wenn es nun in seiner Struktur den Autosomen gleicht, folgt daraus zweifellos, dass es denselben Veränderungen unterliegt wie die Autosomen. » So merkwürdig es sich anhört, bekommt man den Eindruck, dass der Verfasser einfach das Monosom mit den Autosomen verwechselt hat. Hierauf deutet VESELY's Fig. 2, von welcher der Verfasser selbst sagt (13, S. 574) « Aus dieser Abbildung ist es sofort klar, zu welchen Schlussfolgerungen derartige Bilder führen können. Es scheint nämlich als das Monosom auf einer Seite gespalten wäre, und dass auf derselben keine Spirale existiere. Das ist jedoch gewiss nicht der Fall, und die scheinbare Spaltung ist nur dadurch verursacht, dass das Monosom, schräg geschnitten ist, so dass auf einer Seite die ganze Spirale, auf der anderen nur im Querschnitte getroffen ist ».

Wir gestehen, dass es uns ganz und gar unverständlich ist, wie ein schräger Schnitt durch eine Spirale ein solches Monosomenbild wie das in Fig. 2 wiedergegebene verursachen kann.

Wenn BUCHNER (09, S. 350) in einem Stadium, das unserer Fig. 67, Taf. XXII entspricht, eine Teilung des accessorischen Chromosoms in zwei Teile (BUCHNER's Fig. 18), von welchen er den letzteren als ein Chromatinnucleolus auffasst, beschreibt, dann ist davon nur zu sagen, dass bei Locusta ein ähnliches Verhalten ganz und gar ausgeschlossen ist.

Diese Bemerkung gibt uns hier den Anlass hervorzuheben, dass das Heterochromosom sich stets bei Locusta als ein charakteristisches *Monosom* verhält. Wie bekannt ist dies das für die Orthopteren typische Verhalten. Die wenigen in der Literatur referierten Ausnahmen dieser Regel sind wohl als Fehlerdeutungen zu betrachten. Die meist bekannte : MONTGOMERY's Beschreibung einer Teilung des Spermatogonienmonosoms bei Syrbula in zwei Heterochromosomen der Spermatocyten (05, S. 165) wird durch ROBERTSON's Untersuchungen berichtigt ; dieser Verfasser findet (08, S. 278) bei

Syrbula, dass das Monosom « shows no evidence of beeing of a paired structure as Montg. (05) suggested. »

Der Nucleolus. — Das Konstatieren dieses Verhaltens führt uns dazu, einen Zellenbestandteil zu besprechen, welchen wir noch nicht erwähnt haben. Wie aus unseren Zeichnungen hervorgeht (Fig. 63-67, Taf. XXII), begegnen wir in den jungen Spermatocyten einem tief gefärbten Nucleolus, den wir in der nachfolgenden Entwicklung der primären Spermatocyten stets wiederfinden. Er tritt wie ein tief gefärbtes homogenes Gebilde hervor, das sich morphologisch von dem Heterochromosom ganz verschieden verhält.

Der Ursprung dieses Nucleolus ist nicht leicht zu verfolgen. Wir stellen aber bestimmt fest, dass eine Abstammung vom Heterochromosom, wie sie Buchner (09, S. 351) annimmt, bei Locusta ausgeschlossen ist. Und wenn Buchner (09, S.355) einen solchen Entstehungsmodus auch bei Locusta folgert, müssen wir diese Meinung als ganz fehlerhaft zurückweisen.

Von Wichtigkeit ist aber die Beobachtung, dass so gut wie bei allen Orthopterenforschern in den jungen Spermatocyten ein deutlicher Nucleolus beschrieben wird. Ja, nicht nur bei den Orthopterenforschern, sondern in den meisten Spermiogenesearbeiten überhaupt, finden wir, dass der beschriebene Nucleolus in diesem Stadium besonders demonstrierbar zu sein scheint. Es würde zu weit führen alle die Verfasser, welche ein ähnliches Verhalten anführen, hier aufzurechnen. Von allen gilt es aber, dass sie nicht eine befriedigende Erklärung der Rolle des Nucleolus geben.

Cytoplasma. — Auch das Verhalten des Cytoplasmas bietet in den jungen Spermatocyten Züge, die von Bedeutung sind. In den ganz jungen Zellen ist das Cytoplasma spärlich vorhanden, und die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind oft recht schwer zu unterscheiden. Mit dem Heranwachsen des Kerns geht aber auch ein Heranwachsen des Cytoplasmas parallel. Besonders charakteristisch ist es ferner, dass sich die Hauptmasse des Cytoplasmas gleichzeitig an einem Pol der

Zelle ansammelt (Fig. 66, 83, Taf. XXII), ein Verhalten, das sich bis auf die Vorbereitung der Prophase der ersten Reifeteilung bewahrt.

In diesem Teil der Zelle — wir bezeichnen ihn als den *Polteil* — finden wir drei Gebilde, die von Interesse sind. Erstens einen klaren, wohl begrenzten eiförmigen Körper, der sich von dem umgebenden Cytoplasma durch sein homogenes Aussehen bestimmt unterscheidet. Es ist mit keiner Schwierigkeit verbunden, in diesem Körper den *Spindelrest* wiederzuerkennen, besonders da wir öfters Zellen vorfinden, bei denen die erwähnte Bildung sich in eine entsprechende ihrer Nachbarzelle fortsetzt (Fig. 83). Am häufigsten ist aber die Verbindung gebrochen, und der Spindelkörper liegt als ein wohl definierter, selbständiger Zellenbestandteil im Cytoplasma am Polteil der Zelle.

Ausser diesem Spindelrest finden wir eine andere plasmatische Differenzierung, die unser Interesse fesselt. Der ersten Spur von diesem Zellenbestandteil begegnen wir in Fig. 66, Taf. XXII als einer kleinen, etwas unregelmässigen, undeutlich doppelkonturierten Bildung, die ohne Verbindung mit dem erwähnten Spindelrest immer am Polteil der Zelle liegt. Wir werden dies Körperchen mit dem neutralen Namen « *Nebenkörperchen* » bezeichnen.

Das Nebenkörperchen wächst wie die übrige Zelle, um nach der Vollendung der Konjugation ihre höchste Ausbildung zu erreichen. Da werden wir es auch beschreiben, während wir hier nur auf sein Vorhandensein aufmerksam machen.

In der Nähe der beiden beschriebenen Bildungen finden wir endlich in günstigen Zellen zwei punktförmige Körnchen, die in einem schwach helleren Hofe liegen. Da sie aber später deutlicher werden — sie sind noch recht schwer wahrzunehmen und können leicht mit zufälligen Körnchenbildungen verwechselt werden — werden wir sie auch später genauer besprechen. Hier sei nur erwähnt, dass wir sie in Zellen, wie den in Fig. 83 abgebildeten, erst mit Sicherheit wahr-

genommen haben. Ihr ganzes Verhalten macht es klar, dass sie die *Centren* sind, welche die freien Enden der Autosomen anziehen, und auf diese Weise die Polarisation der Chromosomen hervorruft.

Gegen diesen Pol, welcher also diese drei Bildungen enthält, sind, wie erwähnt, immer die Enden der Autosomenbügel gerichtet, wenn die Kräfte der Polarisation sich im Kern manifestieren.

b) Die parallele Konjugation der Autosomen. Die Konflexion des Heterochromosoms.

Wir stecken jetzt die Hand in das Wespennest, das die Frage von der Konjugation der Chromosomen heisst. Wir halten es für ganz überflüssig über die Problemstellung, die sich hier bietet, viele Worte zu verlieren. Sie ist unter den Cytologen nur zu wohl bekannt. Indem wir auf unsere Bemerkungen in der Einleitung hinweisen, wollen wir darauf aufmerksam machen, dass die Meinungsverschiedenheiten, die unter den Cytologen so leidenschaftliche Streitigkeiten hervorgerufen haben, sich auch in der Orthopterenliteratur geltend machen. Auch hier hat jeder Verfasser der späteren Jahre die Kardinalfragen geprüft : Wie geschieht die Zahlenreduktion der Chromosomen ? und : Haben wir es mit einer end-to-end oder mit einer parallelen Konjugation der Chromosomen zu tun ?

Wer den Versuch gemacht hat, sich in der bunten Literatur zu orientieren, welche so angeschwollen ist, kann wohl darüber nicht im Zweifel sein, dass die Zeit immer mehr den Vorkämpfern der parallelen Konjugation, A. und K. E. Schreiner, Janssens, von Winiwarter, Grégoire u. a. das Recht gegeben hat.

Unter den bedeutungsvollsten Arbeiten, welche diesen Eindruck bestätigen, bringen wir hier nur zwei in Erinnerung. Die erste ist die Arbeit Montgomery's (11), in welcher dieser Begründer der Lehre der End-to-end-Konjugation ins Lager der Gegner übergeht. Die andere ist Wilson's Studies on

Chromosomes VIII, « Observations on the Maturation-phenomena in certain Hemiptera and Other Forms with Considerations on Synapsis and Reduction, 1912. »

Von der ersteren führen wir nur folgende Aüsserungen (11, S. 753) an : « The other chief view of the conjugation of the chromosomes was introduced by me, also in 1900, and is that termed by me end-to-end conjugation and by HAECKER metasyndesis (telosynapsis, WILSON) ». « The observations of the present paper are in accord with the view, which implies parasyndesis with prereduction. My original conclusion was right that in the species examined by me the chromosomes are paired end to end in the first maturation spindle and in the late prophase, whereas in most other cases they lie in these stages in parallel juxtaposition. But I made my error, as GRÉGOIRE has pointed out, in overlooking or giving scant attention to most of the stages preceding the pachytene condition, which are necessarely the decisive ones ; I also employed too low powers of magnification for such delicate determinations. »

Auch WILSON, welcher diese Frage besonders nach Originalpräparaten JANSSENS' und SCHREINER's einer kritischen und äusserst eingehenden Untersuchung unterwirft, kommt nachdem er die Einwendungen der Gegner der parallelen Konjugation geprüft hat, zu Schlüssen, welche ganz zu Gunsten eines solchen Modus der Konjugation sprechen.

Er fängt die Beschreibung seiner Befunde mit folgender Bemerkung an :

« I must admit that my own faith in parasynapis (such as it was) and even in synapsis itself, was materially shaken by some of the criticisms and observations that have just been indicated, and that I took up the study of the question in a distinctly sceptical spirit ». (12, S. 394).

Nichtsdestoweniger schliesst er die Beschreibung seiner Befunde mit den folgenden Worten ab :

« What is taking place is evidently a coming together of the thin threads side by side in pairs to form the thick ones

— a process exactly opposite to longitudinal division. I do not hesitate, therefore, to confirm positively the description of the facts given by JANSSENS and the SCHEINER'S. »

Kehren wir jetzt zu der Orthopterenliteratur zurück, so finden wir, dass A. und K. E. SCHREINER (08) erwähnen, dass sie bei Locusta viridissima eine parallele Konjugation der Chrcmosomen vorgefunden haben. Sie geben aber keine Beschreibung, und die übrigen Forscher, welche hier bis jetzt einen solchen Vorgang beschrieben haben, sind gering an Zahl und ihre Beschreibung und ihre Zeichnungen können einen kritischen Beobachter kaum überzeugen. BUCHNER konnte deshalb auch im Jahre 1909 in einem Referat über die Arbeit DAVIS : « Spermatogenesis in Acrididae und Locustidae » schreiben : « Auch der Referent ist in einer Studie über die Geschlechtszellen der Orthopteren zu diesem Resultat gelangt und hat bei dem Studium der Literatur die Ueberzeugung gewonnen, dass wir hierin », d. h. in einer Konjugation end-to-end mit einer folgenden Längsspaltung der Fäden, « das für alle Orthopteren geltende Schema zu sehen haben. » (Arch. f. Zellforschung, 1909, S. 650.)

In seiner eben citierten Arbeit sagt WILSON : « Concerning synapsis in the Orthoptera I can only speak with considerable reserve. Most observers of this group have concluded that the longitudinal duality of the diplotene-threads is due to a process of longitudinal splitting (Mc. CLUNG and all of his pupils, SINÉTY, MONTGOMERY, DAVIS, BUCHNER, JORDAN, GRANATA, BRUNELLI) and only a few have attributed it to parasynapsis (OTTE, GÉRARD, MORSE). The few observations I have been able to make on Mc. CLUNG's preparations of Achurum, Phrynotettix and Mermiria nevertheless lead me to the impression that a side by side union of leptotene-threads takes place here also. » — « Here too may be seen Y-shaped figures, in some cases almost exactly like those of Batracoseps, except that the stem is more clearly double and shows no indication of torsion. — I think therefore that the case for telosynapsis in these animals is not yet established

and that in spite of careful work of DAVIS, BRUNELLI and others, the question must still be considered open » (12, S. 399, 400.)

Die Meinung, dass, wie WILSON sagt, die Frage bei den Orthopteren noch offen steht, wird bestärkt, wenn man sich mit den Arbeiten, die hier zur Stütze einer parallelen Konjugation gerechnet werden, bekannt macht. Von GÉRARD's Untersuchung über Stenobothrus gilt, dass der Verfasser zwar eine parallele Konjugation beschreibt, aber jedenfalls eine vom gewöhnlichen Typus recht modifizierte, indem er nämlich folgendermassen von ihr schreibt (09, S. 609) :

« Aux dépens du réseau au pôle occupé par l'hétérochromosome, et allant progressivement vers l'autre pôle, se constitue un spireme double, formé de la façon suivante : certaines travées du réseau — travées secondaires — se dépouillent de leurs grains chromatiques qui glissent pour venir se mettre vis à vis des grains chromatiques placés sur les travées principales. Ce spireme double est continu et en rapport avec l'hétérochromosome. »

Was MORSE anlangt, sagt dieser Verfasser (09, S. 491) : « The writer has attempted to observe a side by side conjugation of the threads of the earlyer stages to forme the thickened loops of the later series, but in this he was not successful. The writer believes, however, that such an interpretation of the behavior of the ordinary chromosomes during these stages is warranted by the evidence of reduction in the number of threads accompanying the thickening and that the process is one of parasynapsis ». Bilder des Konjugationsvorganges gibt der Verfasser nicht.

Bei OTTE heisst es (07, S. 443) : « Man sieht jetzt dass immer 2 und 2 « (Fäden) » soweit man sie zu verfolgen vermag einander parallel laufen. Diese parallelen Fäden nähern sich und es entstehen so Doppelfäden. »

Den Zeichnungen (Fig. 15-17), aus denen er diesen Schluss zieht, fehlt aber in solchem Grade jede Beweiskraft, dass sie wiederholend den Gegnern der parallelen Konjugation eine

Waffe in die Hand gegeben haben. Siehe z.B. BUCHNER's Kritik (09, S. 346). BUCHNER, welcher selbst das Locustamaterial einer Nachprüfung unterworfen hat, weist auch die Beschreibung OTTE's als völlig unbegründet zurück.

Seitdem WILSON die oben citierte Zusammenstellung der Literatur vornahm, liegen noch zwei Arbeiten vor, die zu Gunsten einer parallelen Konjugation bei den Orthopteren sprechen. Die erste ist ARTROM's Arbeit (09), die wir leider nur aus BUCHNER's Referat kennen. Hier heisst es (*Arch. f. Zellforschung*, 1910, S. 484) von dem erwähnten Autor, dass er « schliesst aus diesen Bildern nur auf eine parallele Konjugation. Eine solche darzutun dürften aber doch wohl die drei Fig. 10, 11, 12 nie und nimmer genügen ! »

Die letzte endlich besteht in VEJDOVSKY's umfangsreichen Studien (11-12). Nach aüsserst detaillierten Untersuchungen schliesst sich dieser Verfasser den Vertretern einer Parasyndese an, indem er bei Decticus eine parallele « *Kopulation* » beschreibt. Obwohl unsere Befunde also im Hauptprinzip mit denen VEJDOVSKY's übereinstimmen, indem wir auch bei Locusta eine wohl einwandfreie Vereinigung der Einzelfäden der Länge nach demonstrieren können, so müssen wir jedoch schon hier sagen, dass unsere Beobachtungen in mehreren Punkten von denen des erwähnten Forschers so beträchtlich verschieden sind, dass wir es für zweckmässiger halten, erst unsere eigenen Befunde zu referieren, um dann auf die Arbeit VEJDOVSKY's zurückzukommen.

Von allen den Arbeiten, die eine Konjugation end-to-end bei den Orthopteren behaupten, dürfte wohl DAVIS' Aussage gelten. Dieser Verfasser nimmt nämlich diesen Konjugationsmodus an « Although it is obviously impossible to demonstrate it ».

Nach dieser Betrachtung der Literatur wollen wir zu einer Beschreibung unserer Befunde übergehen.

Von vornherein sei gesagt, dass diese nicht nur einen klaren und unzweideutigen Nachweis von dem Verlauf des fraglichen Prozesses bei Locusta geben, sondern dass auch spezielle

Eigentümlichkeiten der Chromosomen dieser Species Beiträge zu der Lösung der Konjugationsfrage im allgemeinen geben, von denen wir glauben, dass sie von Bedeutung sind.

Für unsere Untersuchung ist es erstens von Interesse mit Schreiners (06, S. 40), Mc. Clung (02, S. 577) Otte (07, S. 444), Davis (08, S. 79) und Vejdovsky (11-12, S. 56) zu konstatieren, dass von einer *Synapsis* im Sinne Moore's bei unserem Objekt keine Rede ist. In wohl fixierten Zellen treten die einzelnen Chromosomen schön isoliert in ihrem Verlauf hervor, und eine einseitige Kontraktion des Chromatins sehen wir nur, wenn die Fixierung aus irgend einem Grund misslungen ist. Das Studium dieser Verhältnisse bei Locusta zwingt den Beobachter, sich ohne Einschränkung den Forschern anzuschliessen, die in den Synapsisbildern ein Artefact sehen.

Wir haben die Autosomen bei dem Stadium, das in Fig. 83, Taf. XXII, wiedergegeben ist, verlassen. Das ganze Kernlumen ist von dünnen, polarisierten Chromatinbügeln aufgefüllt. In Zellen, welche sich teils in Cysten desselben Stadiums, teils in etwas mehr distal im Hodenschlauche gelegenen Cysten vorfinden, beobachten wir jetzt, dass einzelne der kleineren Bügel von den Polenden ab sich aneinander legen. Auf diese Weise entsteht teils das Bild dickerer Balken, die vom Pol ausgehen und sich in grösserem oder geringerem Abstand von diesem Y-förmig teilen, teils auch bald das Bild fertig gebildeter Doppelbügel, in denen die beiden Komponenten noch wahrzunehmen sind (Fig. 84). Bilder, die eine Torsion der auf diese Weise konjugierenden Bügel umeinander herum zeigen, wie dies besonders von Janssens bei Batracoceps beschrieben ist, haben wir ebensowenig wie Wilson in dem von ihm untersuchten Orthopterenmaterial (12, S. 400) bei Locusta gesehen.

Wie man bemerkt, haben wir noch nichts von der feineren Struktur der Einzelbügel gesagt. Dies findet darin seine Erklärung, dass die bis jetzt beschriebenen Zellen sich wenig zu einer derartigen Untersuchung eignen. Die Zellen sind klein und die Autosomen sind schwach gefärbt. Unser Eindruck ist,

dass sie aus unregelmässig grossen Chromatinkörnchen aufgebaut sind, welche sich längs eines dünnen Lininbügels anordnen. Allerdings ist diese Struktur bei weitem nicht (in den HERMANN-Präparaten) so schematisch wahrzunehmen, wie dies oft in der Literatur beschrieben ist. Der ganze Bügel hat eine helle in grau getönte Farbe, die stellenweise durch tiefere graue Strecken markiert ist. Während des beschriebenen Aneinanderlegens der Chromosomen tritt diese körnige Struktur klarer hervor, so dass man in den jungen Doppelbügeln oft Bilder wie Fig. 84-85 sehen kann, wo die zwei Chromatinkörnerreihen der Komponenten recht demonstrierbar sind.

Das Hauptresultat unserer bis jetzt gemachten Beobachtungen ist, *dass ein paarweises Aneinanderlegen der Chromosomen mit den kleinen Bügeln anfängt, so dass der Prozess in diesen sich entwickeln kann, ehe die grossen zu konjugieren angefangen haben.*

Unterdessen ist es noch schwer, den Vorgang in seinen Detaillen zu verfolgen. Der Wirrwar der Einzelnfäden am Polteil der Zelle ist noch zu dicht um klare Bilder zu geben, was jedenfalls den Prozess, wenn wir nur diese Konjugationsbilder hätten, umdisputierbar machen würde.

Der Konjugationsvorgang streckt sich aber offenbar über einen recht langen Zeitraum. Die Zelle nimmt an Grösse rasch zu, und wir bemerken, dass, während mehrere der kleinen Bügel ihre Konjugation vollendet haben, dieselbe, was den grossen Chromosomen anlangt, noch in ihrem Anfang ist (fig. 85, Taf. XXII). *Offenbar fordert der Verlauf des Prozesses eine Zeit, die von der Länge der Einzelfäden abhängig ist.*

Nachdem wir nun dieses wichtige Verhalten kennen gelernt haben, wollen wir den grossen Chromosomen unsere Betrachtung widmen. Und hier begegnet uns ein Phänomen, das in gleichem Masse demonstrierbar und unzweideutig ist.

Wir erwähnten bei unserer Beschreibung der Spermatogonien, dass ein einziges Chromosomenpaar sich ganz beson-

ders an Grösse auszeichnete. Wir haben auch betont, dass der Grössenunterschied auch für unsere Untersuchung des Konjugationsstadiums von grösster Bedeutung ist.

Die Sache ist nämlich die : *Wenn alle die übrigen Chromosomen ihre Konjugation vollbracht haben, finden wir in günstig getroffenen Zellen ein einziges Paar dünner Fäden, die noch zögern und im Konjugieren begriffen sind.* Zu dieser Zeit haben sich alle die anderen Chromosomenpaare in Doppelbügel verwandelt, sie nehmen gierig die Farbe auf und können in ihrem Verlauf ohne Schwierigkeiten verfolgt werden. An der Stelle einer kleinen Zelle von zahlreichen mehr oder minder geschlängelten Einzelfäden aufgefüllt, haben wir est jetzt mit einer grossen Zelle zu tun, mit distinkten, stark polar angeordneten Doppelbügeln in einer Anzahl, welche der Hälfte der ursprünglichen Einzelbügel entspricht — sammt einem isolierten Chromosomenpaar mitten im Konjugationsprozess, kurz, ein Arrangement, welches alle Vorteile eines Experiments darbietet.

Da wo der Schnitt in solcher Weise getroffen ist, dass der Gegenpol der Zelle abgeschnitten ist, sehen wir dann die beiden Einzelbügel auf jeder Seite sich zu Doppelbändern vereinigen, m. a. W. wir haben über die ganze Scheitelpartie des werdenden Doppelbügels einen Ueberblick. Und der freie Verlauf der Fäden in einem Teil der Zelle, wohin die meisten fertigen Doppelbügel auf Grund ihrer minderen Grösse nicht reichen, geben Bilder des Konjugationsprozesses, die an Klarheit nicht übertroffen werden können.

Wir haben in Fig. 87-90, Taf. XXII, solche Bilder wiedergegeben. Besonders schön und uberzeugend ist das Bild, das wir in Fig. 88 wiedergegeben haben. Hier ist es uns gelungen, drei Nachbarzellen zu finden, die gleichzeitig das Verhalten demonstrieren. Das Bild spricht für sich selbst. Die drei Zellenanschnitte zeigen drei nahestehende Entwicklungsstufen der Konjugation des grossen Chromosomenpaares. Wir fügen hinzu, dass der ganze Inhalt der Zellen gezeichnet ist. Nichts ist der Klarheit wegen weggelassen.

Sollten jemals die, welche sich der parallelen Konjugation gegenüber ablehnend verhalten, überzeugt werden, so müsste es beim Studium dieser Zellen geschehen. Hier sieht man nicht nur « gespaltene sich allmählich verdickende Chromatinbalken », das einzige, was FICK (07, S. 64) in seiner Kritik der Lehre von der parallelen Konjugation zugesteht, dass man bei Tomopteris sehen kann. Hier kann man auf beiden Seiten die Vereinigung der dünnen Fäden zu Doppelbügeln verfolgen, was das sonst so schöne Tomopterismaterial selten gestattet, indem die mehr gleichartige Grösse der Chromosomen nicht das Phänomen isoliert hervortreten lässt.

Zu dem kommt auch, dass man bei Locusta aus dem Grunde, weil die Hoden in Cysten geteilt sind, sich vor einer fehlerhaften Seriierung der Bilder bewahren und eine Verwechslung mit späteren Spaltungsstadien mit Sicherheit ausschliessen kann, worauf wir bei unser Besprechung dieser letzteren zurückkommen werden. Vgl. in dieser Hinsicht GOLDSCHMIDT's Aüsserung : « Das was als Chromosomkonjugation beschrieben wird, kann ebensogut der Ausdruck der Differenzierung von Anfang an längsgespaltener Doppelchromosomen sein », und FICK's Kritik der parallelen Konjugation (07, S. 63).

Wie man sieht, ist hier *nicht* wie bei OTTE und VEJDOVSKY eine paarweise parallele Anordnung der Einzelfäden beim Anfang der Konjugation beschrieben. Zwar kann man dies Verhalten ab und zu sehen. Es gibt aber dann mehr den Eindruck eines zufälligen Arrangements, und es ist bei weitem nicht die allgemeine Regel. In der Regel sind die Scheitel der Einzelnbügel von einander oft weit entfernt, wenn die Konjugation an den Polenden schon begonnen hat. Bei einer vergleichenden Untersuchung zahlreicher Zellen, zeigt es sich, dass die Bilder in dieser Hinsicht ganz den von A. und K. E. SCHREINER bei Tomopteris beschriebenen entsprechen. Bei diesen Forschern heisst es (05a, S. 86) « Man bekommt den Eindruck als ob die meisten Fäden von Anfang an nur an den Polenden einander anziehen, während sich ihre mittlere Partien mehr passiv verhalten, dann aber nach und nach durch anziehende Kräfte einander entgegengezogen werden. »

Deshalb ist von dem eingebürgerten Ausdruck « parallele Konjugation » zu sagen, dass er nicht auf den ganzen Prozess, sondern nur auf sein Endresultat Anwendung findet. Die Bezeichnung ist ein Name des Resultats. Für die Einleitung und den Verlauf des Konjugationsprozesses, ist sie in all dem Material, das wir zu untersuchen Gelegenheit gehabt haben, höchst irreführend. Erst wenn die Konjugation vollendet ist, liegen die Einzelkomponenten parallel.

Auf diesen Punkt ist grosses Gewicht zu legen, denn zweifellos hat ein Missverständniss hier oft bewirkt, dass gewissenhafte Forscher die parallele Konjugation verneint haben. Wiederholt finden wir in der Literatur die Angabe, dass die Forscher vergebens nach einer parallelen Anordnung der dünnen Fäden gesucht haben, und wenn sie diese — was leichtverständlich ist — nicht finden, verhalten sie sich der ganzen parallelen Konjugation gegenüber ablehnend. Um nur ein Beispiel zu nennen, weisen wir auf die Bemerkung DAVIS' (08, S. 126) hin.

Ehe wir die Autosomen auf dieser wichtigen Entwicklungsstufe verlassen, müssen wir noch einige Worte von der feineren Struktur der Konjuganten hinzufügen. Wie es aus unseren Zeichnungen hervorgeht, haben während der Konjugation die Zelle im Ganzen und auch die Chromosomen an Grösse zugenommen.

Diese Grössenzunahme erleichtert das Studium der Chromosomen. Wir haben früher erwähnt, dass die dünnen Chromatinbügel einen unregelmässig körnigen Aufbau zeigen. Von den Verdickungen des Fadens sieht man in den nach HERMANN fixierten Präparaten — und deutlicher je nachdem der Konjugationsprozess hervorschreitet — feine achromatische Strahlen in allen Richtungen auslaufen.

Indem jetzt die beiden Konjuganten sich aneinander legen, kann man wohl sehen, dass die einzelnen Körnchen mitweilen in recht bedeutender Ausdehung sich einander gegenüber legen. In andern Fällen liegen sie aber im Verhalten zu einander mehr zickzackförmig angeordnet, in wieder anderen

ganz planlos. Die Anordnung scheint mit anderen Worten in unserem Material keiner gemeinsamen Regel zu folgen.

Ferner zeigt es sich, dass die körnige Struktur nicht nach den verschiedenen Fixierungsmethoden in gleichem Grad hervortrit. Während die Anordnung und die Grösse der Körner in den HERMANN-Präparaten, die bei Locusta ohne Vergleich die schönsten Bilder geben, das zufälligste Gepräge zeigen, sieht man in den nach FLEMMING fixierten Präparaten, die eine bedeutend starkere Schrumpfung der Zellen zeigen, dass die Körnchen hier stärker hervortreten und regelmässiger angeordnet sind. In den letzt genannten Präparaten kann man Bilder sehen, in denen die Körnchen sich paarweise aneinanderlegen mit erstaunender Regelmässigkeit (Fig. 86, Taf. XXII). Das Studium zahlreicher Zellen gibt uns aber nichtsdestoweniger den Eindruck, dass das Hervortreten dieser Körnchen von physikalischen Faktoren abhängig ist, und dass man damit vorsichtig sein muss, aus ihrer Anordnung zu weitgehende Schlüsse über die feinere Natur des Konjugationsvorganges zu ziehen.

Eine eingehende Untersuchung des Locustamaterials erlaubt also nicht einen Anschluss an die von SCHREINER'S (06*b*, S. 469) aufgestellten Sätze, von denen wir hier den letzten citieren : « Die Chromatinkörnchen sind in den homologen Chromosomen in derselben Zahl vorhanden, oder allgemeiner ausgedrückt, jedes Chromosom besitzt eine bestimmte Zahl von Chromatinkörnchen ». — « Die gleichgelegenen Körnchen der homologen Chromosomen sind zueinander homolog und wirken während der Konjugation aufeinander anziehend an, m. a. W. die Konjugation der Chromosomen beruht auf gegenseitiger Affinität der homologen Chromatinkörnchen. »

Zuletzt ist von dem Verlauf des Konjugationsprozesses nur zu sagen, dass er bei Locusta ausnahmslos an den Polenden der Bügel anfängt, um dann allmählich gegen die Scheitelpartie fortzuschreiten.

— Nach dieser Beschreibung wollen wir nun noch mit eini-

gen Worten zu der Arbeit VEJDOVSKY's zurückkehren. Wie schon erwähnt, ist er der einzige, der eine wirklich genauere Beschreibung einer parallelen Konjugation oder « Kopulation » bei Orthopteren gibt.

Wenn wir seine Schilderung durchlesen, haben wir auch den Eindruck, dass der Prozess, der sich hier abspielt, derselbe ist, den wir bei Locusta gefunden haben. Um so mehr müssen wir deshalb bedauern, dass in einer Reihe von Detailpunkten die von uns gewonnenen Resultate von denen VEJDOVSKY's abweichen. Dieser Eindruck wird besonders bestärkt, wenn wir die Zeichnungen betrachten. Diese Zeichnungen, besonders mehrere Figuren auf den Tafeln V und VI von Decticus, weichen so beträchtlich von dem, was wir in den Präparaten und auch in der angrenzenden Literatur gesehen haben, ab, dass wir es für notwendig halten, einige unserer Unterschiedspunkte hier zu nennen. Denn wir sind davon überzeugt, dass spätere Forscher vergebens ähnliche Bilder suchen werden, und wir fürchten, dass sie hierdurch dazu verleitet werden können, sich der parallelen Konjugation im allgemeinen gegenüber ablehnend zu verhalten.

BUCHNER gibt (09, Fig. 82-88) eine Reihe Zeichnungen von Decticus wieder, die uns zeigen, dass das Material zweifellos unserem Locustamaterial sehr ähnlich ist.

Indem wir uns also an unserer Beschreibung halten und besonders zu einer Vergleichung unserer Zeichnungen mit denjenigen VEJDOVSKY's auffordern, heben wir folgendes hervor :

Wir haben nie Bilder wie die in Fig. 96a bei VEJDOVSKY gesehen, in welchen wohl die schematische schräge Anordnung der « Knoten » der Autosomen von der angenommenen früheren Spiralkonstitution der Leptonemen abzuleiten ist, und wir halten sie auch für sehr unwahrscheinlich.

Wir haben, wie erwähnt, nicht gesehen, dass in jungen Spermatocytenkernen vor dem Anfang des Konjugations-

prozesses « je zwei Autosomen als selbständige, gleich lange Fäden einander parallel verlaufen. » (11-12, S. 51.)

In all dem von uns untersuchten Material, nicht nur bei Locusta, geht der Konjugationsprozess immer gleichzeitig und zwar erst von den beiden Polenden der Konjuganten aus. Eine Aussage wie die folgende scheint uns mit dem Verlauf des Konjugationsprozesses, wie er von allen Vertretern der Theorie beschrieben ist, kaum vereinbar : « Dann kommen Cysten vor, bei denen die Verdoppelung der Fäden nur so zu erkennen ist, dass das eine oder das andere Ende noch paarig ist, während die übrigen Chromosomenteile ein einheitliches Ganze bilden. So sieht man in Fig. 98 in der oberen Zelle, dass die beiden Einzelchromosomen a durch 4 quere, intensiv schwarz gefärbte Brücken verbunden sind, und nur die Enden derselben knopfartig angeschwollen auf die ursprüngliche Selbständigkeit hinweisen. »

Im Ganzen müssen wir sagen, dass es uns sehr erstaunt, dass nicht die Polarisation der Autosomen, die ja bei Decticus sehr ausgesprochen ist, zur Zeit des Konjugationsvorganges sich deutlicher erkennen lässt. Und ganz desorientiert werden wir, wenn wir sehen, dass die beiden Fig. 108 und 114, die zu dem sogenannten Bukettstadium hingerechnet werden, vom Verfasser als *Spaltungs*bilder aufgefasst sind. Kaum ein einziger Verfasser, der in irgend einem Material eine parallele Konjugation der Chromosomen beschrieben hat, dürfte wohl darüber im Zweifel sein, dass diese Bilder, soweit man aus den Zeichnungen schliessen kann, vielmehr Konjugationsbilder sind, und dass sie jedenfalls nichts mit dem Spaltungsstadium zu tun haben. Genauer ausgedrückt : Fig. 108 gibt wahrscheinlich ein Stadium vor dem Anfang der parallelen Konjugation wieder und Fig. 114 ein etwas späteres Stadium mitten in der Konjugation.

Wir können nicht diese Bemerkungen abschliessen, ohne VEJDOVSKY's Aüsserung in den Schlussbemerkungen des Kapitels « Morphologie der parallel kopulierten Autosomen » zu citieren. Hier sagt er nämlich (11-12, S. 57) in einem Vergleich mit den Beobachtungen DAVIS' : « Obwohl die Abbil-

dungen des genannten Verfassers fast vollinhaltlich mit den in der vorliegenden Arbeit gegebenen stimmen » u. s. w. Wir glauben nicht, dass viele, die die Bilder der beiden Arbeiten haben vergleichen können, diese Meinung teilen.

Die Konflexion des Heterochromosoms.

Wir werden jetzt die Entwicklung des Monosoms nachholen, und indem wir es tun, werden wir einen interessanten Prozess beschreiben, welcher noch nicht in der Literatur beschrieben worden ist, und der nichtsdestoweniger aller Wahrscheinlichkeit nach jedenfalls bei Orthopteren von allgemeinem Charakter ist. Es ist dies der Prozess, welchen wir in der Ueberschrift « die Konflexion des Monosoms » genannt haben, und welcher mit der Konjugation der Autosomen synchron verlauft.

Wir verliessen das Monosom an einem Punkt, wo es durch eine typische V-Form charakterisiert war, nämlich in den jungen Spermatocyten in dem Stadium, wo sich die ersten Spuren einer Polarisation in der Zelle kundgeben. Die Entwicklung, die wir hier beschreiben werden, liegt zwischen den durch unsere Fig. 83, Taf. XXII, und Fig. 105, Taf. XXIII, markierten Punkten. Sie lässt sich nur in hinreichend stark abdifferenziertem Material studieren, ein Umstand, welcher wohl erklärt, dass sie — wie eingehend auch das Verhalten des Orthopterenmonosoms in vielen Arbeiten beobachtet ist — noch nicht wahrgenommen werden konnte.

Die erste Veränderung, die wir sehen, ist die, dass die bis jetzt relativ stumpfen Enden des Monosomen-V anfangen etwas spitz auszulaufen. Das aus derselben Cyste wie Fig. 83 gezeichnete Monosom, Fig. 82, illustriert dies Verhalten. Diese Zuspitzung der Enden wird immer deutlicher (Fig. 91-93, Taf. XXII) und jetzt sehen wir, indem die anziehende Kraft der Centren die Autosomen schon in charakteristischer, polarer Anordnung geordnet hat, dass diese Kraft auch auf die beiden *Monosomen*enden einzuwirken anfängt.

Bis jetzt ist die Lage des Monosoms in der Zelle keine typische gewesen. Nun sehen wir aber, dass die beiden Enden in sehr charakteristischer Weise nach dem gemeinsamen Punkt am Zellpol, wohin alle Autosomenenden gerichtet sind, angezogen werden (Fig. 94-95, Taf. XXII). Hierunter verlängern sich allmählich die Schenkel des V (Fig. 95, Taf. XXII ; Fig. 96-98, Taf. XXIII) und wir bemerken, dass das Monosom offenbar eine Konsistenzveränderung erleidet. Die Scheitelpartie quillt nämlich auf und zeigt eine unregelmässige Wellenkontur, während die Enden immer dünner ausgezogen werden. Wir begegnen Bildern wie Fig. 98-100 ; und nun sehen wir, dass während die Enden den Polpunkt erreicht haben, die Scheitelpartie immer mehr aufquillt und zerstreute hellere, vakuolenartige Partien zeigt, kurz wir begegnen dem Bild Fig. 99 und 100, wo das Monosom aus einer schwammartigen Scheitelpartie besteht, die durch zwei dünne spitze Ausläufer mit dem Pol der Zelle verbunden ist. Während der folgenden Stadien finden wir deshalb immer das Monosom am Polteil der Zelle.

Die Gestaltveränderung des Monosoms schreitet aber weiter fort. Die dünnen Schenckel nähern sich einander. Eine Zeit lang begegnen wir noch Bildern wie Fig. 101, wo eine Lichtung zwischen ihnen noch von der früheren Dualität Zeugniss ablegt ; zuletzt schwindet aber auch diese. Gleichzeitig ist die schwammartige Scheitelpartie etwas linsenförmig abgeflacht worden — das Monosom liegt während der beschriebenen Entwicklung immer dicht der Kernmembrane an — und wir bekommen ein Bild wie das in Fig. 102-104 wiedergegebene : Ein Monosom, das aus einem etwas abgeflachten linsenförmigen, deutlich vakuolisierten Körper besteht, der durch einen allmählich sich zuspitzenden Ausläufer mit dem Kernpol verbunden ist.

Dieser Konflexionsprozess ist, wie gesagt, mit der Konjugation der Autosomen im Grossen und Ganzen synchron gegangen, mitweilen doch im Verhältniss zu derselben etwas verspätet, das letzt beschriebene Bild finden wir also in den Zellen, wo der Konjugationsprozess abgeschlossen ist,

m. a. W. in den Zellen der fertig konstituierten Doppelbügel.

Wir schliessen jetzt unsere Beschreibung des Monosoms vorläufig ab, indem *wir feststellen, dass sich in diesem Körper ein Prozess abspielt, der im Prinzip der parallelen Konjugation der Autosomen in vieler Hinsicht ähnlich ist, nur selbstverständlich dadurch modifiziert, dass wir es hier mit einer einzigen Bildung zu tun haben und nicht mit einem Paar von homologen Bügeln.* Dieser Eindruck wird durch die Betrachtung der folgenden Entwicklung des Monosoms noch bestärkt, und wir weisen deshalb auf die Beschreibung derselben S. 685 und S. 686 hin.

— Was berichtet nun die Orthopterenliteratur von dem Verhalten des Monosoms auf dieser Entwicklungstufe ?

Um zuerst OTTE zu nennen, so hat er diese Entwicklung ganz übersehen. Er schildert zwar eine Bildung einer Hufeisenform des Monosoms (seine Fig. 26a-f., 07), die der Beschreibung Mc. CLUNG's bei Xiphidium (Fig. 12, 02, b.) ganz und gar folgt, er leitet aber diese direkt in die zweifellose Hufeisenform des Monosoms in der frühen Prophase der I Reifungsteilung über, ohne die zwischenliegenden, aüsserst charakteristischen Uebergangsstadien mit einem einzigen Wort zu erwähnen.

BUCHNER dagegen schildert sowohl bei Oedipoda wie bei Decticus und Locusta, wie das accessorische Chromosom « einen sehr fein auslaufenden Fortsatz nach dem gemeinsamen Pol der Kernschleifen schickt » (09, S. 351) und er gibt in seinen Fig. 25-28, 87 und 92 Bilder wieder, die ganz mit den unsrigen Fig. 102-104, Taf. XXIII, übereinstimmen. Auch die Vakuolisation des Monosomenkörpers geht aus den Zeichnungen und seiner Beschreibung klar hervor. Von Wichtigkeit ist es, dass er ferner die beschriebene Monosomenform bei einer Reihe Orthopteren gefunden hat : Locusta, Decticus, Oedipoda, Blatta, Pezotettix, Psophus und Acridium aegypticum.

Ueber andere ähnliche Funde citieren wir BUCHNER's Aüsserung (10, S. 457) « Zum Teil trotz entgegenlautender

Angaben im Text ist aus den beigegebenen Figuren zu entnehmen, dass das acc. Chromosom die betreffende Stellung und Form bekommt. Dies gilt von der Untersuchung GÉRARD's (09) an *Stenobothrus biguttulus* der ARTROMS (09) an *Stauronotus maroccanus* und der BRUNELLI's (10) an *Gryllus desertus* ». Endlich sind ferner ähnliche Bilder bei Blatta von WASSILIEFF (07) und von MORSE (09) bei Periplaneta beschrieben.

Die Bildungsweise der erwähnten Monosomenform, die Konflexion des Monosoms, ist aber BUCHNER, sowie allen diesen Forschern ganz entgangen.

Dies erklärt auch, wie BUCHNER die sonderbare Theorie einer « Chromatinabgabe ins Plasma » durch einen « Abströmungsprozess » durch den Ausläufer hat aufstellen können (09, S. 356). Auf Basis unserer Untersuchung der Spermatocyten Locustas, die von BUCHNER selbst eben als Stützen seiner Abströmungstheorie angesehen werden, wagen wir diese als durchaus verfehlt zu bezeichnen. Ein Analogieschluss wie der folgende (09, S. 356) : « dass je sicherer diese Deutung für das accessorische Chromosom und die von ihm kommenden Nucleolen ist, desto natürlicher und fester begründet der daraus folgende Analogieschluss (!) für die übrigen Chromosomen ist », braucht wohl für kritische Leser keine Widerlegung. VEJDOVSKY hat auch gezeigt, wie der ganzen Theorie eine wirkliche Grundlage vollständig fehlt.

Mit diesen Bemerkungen haben wir auch von WASSILIEFF's Befunden bei Blatta Abstand genommen. Er hat ja die Abströmungstheorie schon früher als BUCHNER aufgestellt. (07, S. 9.) Vermuthlich liegen ähnliche Bilder wie bei Locusta zu Grund, die ungleich gefärbt sind, und dadurch die beiden Forscher zu dieser Deutung veranlasst haben.

Können wir uns also ganz und gar der kritischen Analyse, der VEJDOVSKY die Darstellung BUCHNER's und WASSILIEFF's in *diesem* Punkt unterwirft (11-12, S. 69), anschliessen, so müssen wir auf der anderen Seite gestehen, dass der Eifer zweifellos VEJDOVSKY zu weit geführt hat, wenn er die oben referierten Gestaltungsverhältnisse des Monosoms verneint.

Auf S. 69 (11-12) sagt er von der Beschreibung BUCHNER's, was das Monosom bei Decticus und auch bei Locusta anlangt: « Wir müssen die angeführten Angaben des genannten Autors als ganz irrtümlich zurückweisen ».

Die *Beobachtung* BUCHNER's ist aber hier zweifellos korrekt, sie ist aber unvollständig, und hat ihn deshalb zu ganz fehlerhaften Deutungsresultaten geleitet. Und die Fehlerbeobachtung liegt offenbar auf VEJDOVSKY's Seite, wenn es von dem Verhalten des Monosoms heisst : (11-12, S. 69) « Die ursprüngliche Gestalt des Monosoms in den Spermatogonien haben wir als V-förmige festgestellt. Dieselbe behält es auch während der Kopulation der Leptonemen. In den mit Brasilin gefärbten Präparaten oder wenn die mit E.-H. gefärbten Monosomen in günstiger Lage beobachtet werden, wie z. B. in Fig. 101 rechts dargestellt ist, ist es nicht schwierig die Selbständigkeit beider auseinandergehenden Schenkel festzustellen, während die Umbiegungsstelle der V-figur in einen dünnen meist zugespitzten Zipfel auslaufen kann. Dass die Deutung wirklich die einzig richtige ist, beweist das in Fig. 106 reproduzierte Stadium » u. s. w.. Wir glauben, dass der Verfasser der einzige ist, welcher in der Fig. 106 einen « Beweis » dieser Deutung zu sehen vermag.

Gibt es aber nicht in der Literatur Arbeiten, die die Konflexion des Monosoms bemerkt haben ?

Nur zwei Arbeiten wagen wir bis zu einem gewissen Grade nach dieser Richtung zu deuten. Die erste ist die Arbeit DAVIS'. Dieser Verfasser beschreibt bei Steiroxys (Fig. 151-154) Chromosomenformen, die sicher in ganz derselben Weise wie bei Locusta zu deuten sind. Er hat aber die Stadien etwas fehlerhaft seriiert und die Entstehungsweise der U-Form missverstanden. Es heisst bei ihm (08, S. 92) : « It now » (stage d.) forms a deeply staining somewhat elongated and flattened element closely applied to the nuclear wall and connected at one end with the distal pole. But it soon becomes converted into a U-shaped body by the developement of a longitudinal split ». « In stage f. the monosome

forms an irregular vakuolated plate, the arms of the U having fused along their entire length. »

Wie wir sehen, glaubt er, dass die U-Form durch eine Längsspaltung hervorgerufen wird und dies erst *nachdem* das Monosom mit dem Pol verbunden ist. Das Wesen des Prozesses ist ihm deshalb entgangen. Er hat nicht die Rolle der Centren bei dieser Umwandlung des Monosoms gesehen,nicht bemerkt, *dass die Beobachtung von prinzipiellem Interesse ist indem sie zeigt, dass die Entwicklung des Monosoms von denselben Kräften bestimmt wird, welche die Entwicklung der Autosomen beherrschen.* Dies geht noch klarer aus seiner Beschreibung der folgenden Entwicklungsstadien des Mosonoms hervor. Später werden wir darauf mit einigen Worten zurückkommen.

Die andere Arbeit, die uns hier interessieren muss, ist eine Arbeit von Max Morse. Auch er schildert « a pear shape » des Monosoms mit « its pointed end towards the pole » (09, S. 490) und wie in diesem birnförmigen Monosom « a longitudinal split becomes evident, which clearly divides it into two equal moieties ». Wir wollen zu einem Vergleich seiner Zeichnungen 13, 16, 17, mit den unsrigen Fig. 99-101, Taf. XXIII, auffordern, indem wir darauf aufmerksam machen, dass seine Präparate kaum für das Detailstudium so geeignet gewesen sind, wie die unsrigen. Dies schliessen wir u. A. aus den oben citierten Bemerkungen über seine Befunde im Stadium der parallellen Konjugation (S. 658).

Auch Buchner erwähnt — zwar in einem ganz anderen Zusammenhang, dass mitweilen « der Fortsatz des Heterochromosoms sich längsspaltet » (10, S. 457).

Diese hier citierten Beispiele in Verbindung mit dem ganzen Charakter unserer Beobachtung lassen uns also vermuthen, dass der oben geschilderte Prozess von allgemeiner Natur ist, und dass er, jedenfalls bei Orthopteren, bei einer gründlichen Untersuchung überall gefunden werden wird.

— Nachdem wir schon längst diesen Teil unserer Untersuchung abgeschlossen haben, ist eine Arbeit erschienen, die in dieser Hinsicht von bedeutendem Interesse ist, nämlich

die Monographie : « Das accessorische Chromosom in den Samenzellen der Locustide *Diestramena marmorata* de Hahn » von A. SCHELLENBERG (*Arch. f. Zellforsch Dcbr.* 13).

Ein Blick auf die Zeichnungen dieses Verfassers macht es sofort klar, dass er denselben Prozess, den wir hier beschrieben haben, vor Auge gehabt hat. Er beschreibt, wie die Grundform des accessorischen Chromosoms eine V-Form ist, schildert auch in den jungen Spermatocyten eine parallele Lagerung der V-Schenkel. (13, S. 498). Diese parallele Lagerung beschreibt er aber schon ehe sich das Chromosom durch die anziehende Kraft des Poles in die Richtung der Schleifen einstellt, und er erkennt also nicht das prinzipiell wichtige Verhalten, nämlich dass die Zusammenfaltung des Chromosoms eben durch die anziehende Kraft der Centren hervorgerufen ist. Es heisst deshalb auch (13, S. 499) vom Monosom : « Es stellt sich in die Richtung der Schleifen ein, zieht sich an dem Ende mit welchem es dem Pol zugekehrt ist spitz aus und verliert seinen Längsspalt ». Diese Beschreibung ist gewiss fehlerhalft. Es ist nicht *ein* Ende der Bildung, das an den Pol herangezogen wird, *es sind die beiden Enden des V-Monosoms, die, wie alle die übrigen freien Autosomenenden, an die Centren angezogen werden. Es ist gerade dies Verhalten, welches den ganzen Prozess so interessant macht, und welches uns hierin die Aüsserung eines allgemeinen Gesetzes erkennen lässt : Dieselbe Kraft, welche die parallele Konjugation der Autosomen bewirkt, führt gleichzeitig zur Konflexion des Monosoms.*

Die oben erwähnte mangelhafte Beobachtung verleitet deshalb den Verfasser dazu, auf S. 500 zu sagen : « In der Spermatocyte dagegen weicht Form und Verhalten des accessorischen Chromosoms vollkommen von dem der Autosomen ab ». Auch erklärt sie wohl die gewiss fehlerhafte,— übrigens nur durch eine einzige nichtssagende Zeichnung dokumentierte — Aussage, dass das acc. Chromosom im Bukettstadium einen oder mehrere Nucleolen abstösst (13, S. 499), diesmal nicht in das Cytoplasma, wie bei BUCHNER, sondern in das Kernenchylem.

Zuletzt nur folgendes : In der erwähnten Abhandlung legt der Verfasser das Hauptgewicht darauf, den folgenden Satz zu beweisen : « Das accessorische Chromosom ist qualitativ und quantitativ bivalent » (S. 510). Wir haben früher zu dieser Lehre Stellung genommen. Wir wollen hier nur hinzufügen, dass das, was der Verfasser als Beweis seiner Auffassung annimmt, nicht unsere Meinung geändert hat. Was er (13, S. 495) beschreibt für die Spermatogonien, nämlich « das haüfige getrennte Auftreten der beiden Chromosomenschenkel », die doch « stets nahe beieinander und häufig mit zwei ihrer Enden konvergierend » liegen, Bilder, von welchen der Verfasser sagt, dass sie « keineswegs eine Seltenheit sondern recht haüfig sind » lässt sich sehr wohl als durch eine weniger gelungene Färbung hervorgerufen erklären, besonders da die wiedergegebenen Autosomenbilder Fig. 3-13 klar kundgeben, dass die Fixierung und Färbung mangelhaft gewesen sind.

c) *Das Doppelbügelstadium*

(Noyau pachytène, v. Winiwarter; Pachynema, Grégoire.)

Die Bilder, den wir in diesem Stadium, nachdem der Konjugationsvorgang vollendet ist, begegnen, gehen aus unseren Fig. 106, 107, 110, Taf. XXIII, hervor. Offenbar ist dies Stadium bei Locusta von relativ langem Dauer. Cysten, die allen Zellen im Doppelbügelstadium aufweisen, sind nämlich in unserem Material sehr zahlreich.

Wie es aus den Bildern hervorgeht, ist die polare Anordnung der Bügel jetzt auf ihrem Höhepunkt. Das Kernlumen zeigt sich von distinkten, bandförmigen Bügeln gefüllt, deren freie Enden sämmtlich wie von einer magnetischen Kraft gegen ein bestimmtes « Kraftcentrum » am Pol angezogen werden. Vom Pol gesehen geben die Zellen auch bei Locusta Bilder wie Davis' Fig. 49, Buchner's Fig. 36.

Der Grössenunterschied der Bügel tritt sehr schön hervor. Bei einem vergleichenden Studium vieler Zellen wird man sich davon überzeugen können, dass besonders *ein* Doppelbügel den andern in Grösse weit ubertrifft.

Die *Grundform* der Bügel ist die eines flachen Bandes. Dies Band ist nicht überall von derselben Breite. Am breitesten ist es an der Scheitelpartie, und in der Nähe der beiden Polenden verschmälert es sich allmählich, so dass diese stark zugespitzt sind.

Die *Anordnung* des Chromatins, die wir während unserer Beschreibung der Bügelbildung erwähnt haben, wird auch im Doppelbügelstadium erhalten. Im Grossen und Ganzen ist das Chromatin in den zwei Randpartien des Bandes angesammelt und in solcher Weise, dass chromatinreichere Körnchen mit chromatinarmen Partien alternieren. Nicht selten liegen auch hier die Körnchen einander gegenüber, und wo dies der Fall ist, sieht man gleichzeitig, dass sie sich beide in der Breite ausdehnen, so dass sie sich gegenseitig berühren. Diese Anordnung zeigt doch nicht einen so regelmässigen Charakter, wie sie VEJDOVSKY bei Decticus beschreibt. (11-12, S. 54.)

Die Doppelheit der Bügel ist zu jeder Zeit klar und sicher zu erkennen. In keinem Stadium erfolgt ein totales Zusammenschmelzen der Komponenten zu einem homogenen Mixochromosom. Wir müssen deshalb bestimmt von OTTE Abstand nehmen, wenn er sagt, dass « die Doppelung oft nicht zu erkennen ist » (07, S. 445).

Auch hier zeigen die nach FLEMMING fixierten Präparate eine stärkere Kontraktion des Chromatins zu deutlichen aber recht ungleich grossen Körnchen, die nicht selten eine paarweise Anordnung aufweisen. Die Kontraktion des Chromatins bewirkt, dass die Doppelheit der Bügel noch stärker als in den nach HERMANN fixierten Präparaten hervortritt (Fig. 108, Taf. XXIII).

Zuletzt wollen wir konstatieren, dass die beiden Komponenten, aus welchen die Doppelbügel konstituiert sind, einander immer annährend parallel laufen. Niemals sind sie um einander spiralenförmig gewunden, was bei einer oberflächlichen Untersuchung vielleicht vorgetäuscht werden konnte in Fällen, wo die Chromatinkörnchen zickzackförmig und nicht ienander gegenüber längs dem Doppelbügel angeordnet sind.

Von den Bügeln strahlen feine achromatische Fäden, besonders von den chromatinreichen Partien in allen Richtungen aus. Dies gibt den bivalenten Bügeln ein sehr charakteristisches larvenähnliches Aussehen.

—Die Bilder, die wir hier erwähnt haben, finden wir beinahe in der ganzen Literatur in derselben Weise für dieses Stadium beschrieben. Ihre Entstehungsweise wird aber selbstverständlich anders erklärt von allen den Forschern, die eine End-to-end-Konjugation vertreten, indem die Doppelheit der Bügel hier als durch Längsteilung hervorgerufen aufgefasst wird.

Was besonders die Polarisation der Bügel anlangt, so ist sie zweifellos von allgemeinem Charakter. Bei den Orthopteren tritt sie gewöhnlich sehr überzeugend hervor, und wo sie nicht beschrieben worden ist, hat dies teils seinen Grund in oberflächlicher Untersuchung wie bei OTTE, teils können selbstverständlich Verhältnisse wie *zu* zahlreiche oder zu grosse Chromosomen der Erkennbarkeit der Polarisation Hindernisse in den Weg legen. Das letzte gilt für das Material mit dem GÉRARD gearbeitet hat, indem er (09, S. 574) nur « une vague tendance à l'orientation régulière » beobachtet hat. Dass eine Polarisation existiert, geht aber aus seinen Zeichnungen Fig. E, b. und c. und Fig. 31 hervor, worauf schon BUCHNER in einem Referat (*Arch. f. Zellforsch.*, 1910, S. 485) aufmerksam gemacht hat.

Eine andere Frage, die aber in der Literatur grössere Meinungsverschiedenheiten hervorgerufen hat, ist diese : Geschieht während der Konjugation eine vollständige Zusammenschmelzung der beiden Komponenten, entsteht ein neues « Mixochromosom » oder nicht ?

Wie bekannt, sind besonders von WINIWARTER und SAINTMONT (09) BONNEVIE (09, 11) und VEJDOVSKY (07, 11-12) als Vertreter der letzteren Auffassung zu nennen. Der letzte Verfasser gebraucht deshalb die Bezeichung « Kopulation » anstatt « Konjugation » und betont scharf, dass die Reduktion der Chromosomenzahl schon bei diesem Prozess geschieht.

Gegen diese Forscher behaupten andere mit GRÉGOIRE

an der Spitze, dass die Doppelbügel fortwährend als von den beiden einzelnen Komponenten aufgebaut zu betrachten sind, dass es diese Komponenten sind, die im nächsten Stadium wieder voneinander gespalten werden; und dass die numerische Reduktion erst in der ersten Reifeteilung stattfindet.

Wir werden nicht allzugrosses Gewicht auf die Entscheidung dieser Frage legen. Selbstverständlich ist es schwer, mit Sicherheit das eine oder das andere Verhalten endgültig zu beweisen. Von unserem Objekt ist zu sagen, dass die konjugierten Chromosomen, um mit VEJDOVSKY zu sprechen, « dermassen eng aneinander gelagert werden, dass es zum Austausch der Substanzen », aller Wahrscheinlichkeit nach, « kommen muss » (11-12, S. 140). *Wir glauben aber nichtsdestoweniger, dass,* man könnte sagen, *die morphologische Individualität der beiden Einzelkomponenten erhalten bleibt, und dass die folgende Längsspaltung der Bügel dieselben wieder trennt.*

Erstens spricht dafür die Tatsache, dass, wie beschrieben, die sichtbare Doppelung der Bügel in keinem Stadium ausgeglichen wird, zweitens gibt uns das Verhalten des Monosoms in dieser Richtung einen wertvollen Fingerzeig. Auf das letztere werden wir während unserer Beschreibung des Monosoms im nächsten Kapitel zurückkommen (S. 685).

Monosom. — Das Monosom macht während des Doppelbügelstadiums keine Veränderung durch. Man sieht es immer durch sein spitzes Ende mit dem Pol verbunden (Fig. 105, links, Fig. 110 rechts, Taf. XXIII). Seine Form ist die oben beschriebene und nachdem es von der Fläche oder von der Seite gesehen wird, begegnen wir Bildern wie Fig. 102-104 bzw. Fig. 105. Von einer Oeffnung zwischen den Schenkeln ist jetzt keine Spur zu sehen.

Der Nucleolus. — Ehe wir den Kern verlassen, müssen wir noch bemerken, dass der Nucleolus immer in den Zellen in der Regel nahe an dem Pol warzunehmen ist. Er färbt sich aber deutlich schwächer. In Fig. 105 tritt er stärker gefärbt

als im Präparate hervor, da er in einem hohen Niveau der Zelle gelegen ist (vgl. S. 589, unten).

Cytoplasma. — Wir wollen hier mit einigen Worten noch das Verhalten des Cytoplasmas erwähnen. In diesem Stadium geben nämlich die plasmatischen Differenzierungen die klärsten Bilder. Der *Spindelrest* hat, wie aus unseren Fig. 106, 107, 110, Taf. XXIII, hervorgeht, recht bedeutend an Grösse zugenommen. Er behält hierbei die früher beschriebene Gestalt, und ist offenbar nicht nur als ein zufälliger und bedeutungsloser Rest des letzten Teilungsapparats aufzufassen.

Das *Nebenkörperchen* hat gleichfalls an Grösse bedeutend zugenommen. In allen Zellen ist es leicht zu erkennen als ein sehr charakteristisches, unregelmässig kugel- oder eiförmiges Gebilde. Diese Form tritt besonders klar im binocularen Mikroskop hervor.

Im Durchschnitt zeigt es eine dunklere nach aussen scharf begrenzte Mittenpartie, die wieder von einem hellen, homogenen Hof umgeben ist (Fig. 105-110, Taf. XXIII).

Die Mittenpartie zeigt in nach HERMANN fixierten Präparaten einen undeutlich geschichteten Aufbau, indem man unklar koncentrisch angeordnete Linien wahrnehmen kann, zwischen welchen schwach gefärbte Körnchen eingelagert sind (Fig. 109). In FLEMMINGpräparaten sind diese Körnchen stärker gefärbt, die ganze centrale Partie der Bildung zeigt deshalb hier ein dunkles, unregelmässig gekörntes Aussehen, wohl begrenzt nach aussen und von dem hellen Hof umgeben (Fig. 108, 111, 112).

Da wir nicht die Mitochondrienverhältnisse bei Locusta einer Untersuchung unterworfen haben, wollen wir uns nicht auf eine Deutung dieser Bildung einlassen. OTTE, der dieselbe Bildung (07, S. 477) beschreibt, und der gefunden hat, dass sie in den Spermatiden « zur Umhüllung des Achsenfadens benutzt wird » (07, S. 481), fasst sie als Mitochondrienkörper (MEVES Nebenkern) auf. Mit OTTE müssen wir bestimmt be-

haupten, dass die Bildung jedenfalls nichts mit dem Idiozom zu tun hat, wenn wir für diese Bildung die Definition Meves' aufrechthalten : « Mit dem Namen Idiozom habe ich die kompakte Hülle bezeichnet, von welcher die Centralkörper in den ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten vieler Tiere umgeben sind » (00, S. 583).

Ganz unabhängig von den beiden soeben beschriebenen Bildungen finden wir nämlich besonders in nach Flemming fixierten Präparaten in günstigen Zellen die beiden *Centren* am Pol der Zelle in einem schwach helleren Hof liegend. Sie sind nicht sehr deutlich zu erkennen, aber doch auf diesem Stadium so deutlich, dass eine Fehlerdeutung ausgeschlossen ist (Fig. 112). Gegen diese Centren sind alle Chromosomenenden, sowohl die der Autosomen wie die des Monosoms gerichtet.

Wir fassen also zusammen, dass wir drei scharf definierte Bildungen am Polteil der Zelle finden : Den Spindelrest, das Nebenkörperchen, und die in einem schwach helleren Hofe liegenden Centren.

d) Das Spaltungstadium.

(Noyau diplotène, v. Winiwarter ; Strepsinema, Grégoire)

1) *Autosomen.* — Das erste Zeichen des Ueberganges in das Stadium, welches unmittelbar nach dem Doppelbügelstadium folgt, ist folgendes : Die unregelmässig körnige Verteilung des Chromatins den Autosomenbügeln entlang fängt an zu schwinden, und dasselbe verteilt sich regelmässiger an den Seitenpartien des Doppelbandes. Die Seitenpartien treten deshalb deutlich hervor, während der mittlere Teil gleichzeitig heller und durchsichtiger wird. Nach und nach wird auf diese Weise eine vollständige Längsspaltung der Doppelbügel hervorgerufen (Taf. XXIII, Fig. 113, 114).

Gleichzeitig mit dieser Veränderung hört offenbar die anziehende Kraft der Centren zu wirken auf, die Polarisation der Autosomen, welche noch in einem Stadium wie Fig. 114 zu erkennen ist, verschwindet nach und nach, und die Auto-

somendyaden verteilen sich in unregelmässiger Weise im Kernlumen.

Der Spaltungsprozess gibt ein Bild, das von den Konjugationsbildern ganz verschieden ist. Während bei der Konjugation dieser von den Autosomenenden ausging und der Scheitelteil der Bügel sich mehr passiv verhielt, so dass wir Bilder wie Fig. 88, Taf. XXII, bekamen, hat man hier den Eindruck, dass die Spaltungstendenz beinahe zu derselben Zeit die Autosomenbügel in ihrer ganzen Ausdehnung angreift.

Die beiden Spalthälften der Doppelbügel werden aber, auch wenn die Spaltung völlig stattgefunden hat, nicht weit von einander entfernt; die entstandenen Doppelbildungen, die wir nach Vejdovsky Dyaden nennen, können deshalb immer als solche erkannt werden. Unterdessen tritt während dieses Vorganges eine deutliche Zusammenziehung der Bügel ein, und bei dieser Kontraktion geschieht regelmässig eine lockere Drehung der beiden Schlingen umeinander herum, so dass wir Bilder wie Fig. 114 und Fig. 126 bekommen.

Diese Bilder sind für dieses Stadium typisch. Schon ihr charakteristisches Aussehen schliesst bei Locusta eine Verwechslung mit Konjugationsstadien völlig aus. Zum Ueberfluss schützt die Lage in den Hodenschläuchen vor jeder Verwechslung, indem solche ausnahmenlos in Cysten, die distal im Verhalten zu den Doppelbügelcysten liegen, gefunden werden, während die Konjugationsbilder immer diesen gegenüber proximal gelegen sind.

Auch das Aussehen der dünnen Bügel, die in die Konjugation eingehen, ist von demselben der Spalthälften, die aus dem eben geschilderten Prozess hervorgehen, sehr verschieden. Das Aussehen der letzteren geht aus den Fig. 114 und Fig. 115 hervor. Wir sehen, dass sie locker gebaut sind, dass das Chromatin unregelmässig zu einem Band angeordnet ist, ohne dass wir die Andeutung eines Aufbaues von Chromatinkörnchen, die einer Lininachse entlang geordnet sind, wahrnehmen können. Charakteristisch ist, dass die Bügel zu dieser Zeit nur relativ schwach gefärbt sind.

Unterdessen schreitet die Kontraktion der Dyaden weiter fort. Die beiden Komponenten werden dicker und gleichzeitig tiefer gefärbt, und wir können in demselben Schnitt einzelne der Dyaden in ihrem ganzen Verlauf verfolgen. Es zeigt sich dann, dass die beiden Spalthälften nicht völlig geschieden sind, sondern dass sie an einem oder an beiden Enden noch miteinander in Verbindung stehen. Der Vereinigungspunkt kann entweder ganz am Ende der Komponenten oder eine kürzere Strecke von den Endpunkten liegen.

Schon auf einem Stadium, das der Fig. 115 entspricht, können wir in günstig getroffenen Zellen eine einzelne Dyade beobachten, die die anderen an Grösse weit übertrifft. In Fig. 124 haben wir sie isoliert gezeichnet. Die folgende Entwicklung zeigt uns, dass sie die beiden konjugierten grossen Chromosomen repräsentiert, den wir jetzt als eine dominierende Dyade im Kernbild begegnen.

In Fig. 127 und Fig. 128, Taf. XXIII, haben wir dieselbe auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe wiedergegeben. Während sie von zwei umeinander etwas gewundenen Bügeln, die an beiden Enden vereinigt sind, besteht, sehen wir, dass die meisten mittelgrossen Dyaden, die sich jetzt mehr zusammengezogen haben, indem sie ihre Windungen zu verlieren anfangen, nur an *einem* Ende verbunden sind, während die anderen Enden mehr oder weniger aus einander spreizen. Wir geben in Fig. 130-138 Dyadentypen aus diesem Stadium wieder.

Diese Bilder sind bei den mittelgrossen Dyaden ganz klar. Die kleinen treten nur als weniger deutliche Doppelbildungen hervor, indem sie teils als zwei mehr oder weniger regelmässige kurze Stäbchen hervotreten, die an einem Ende verbunden sind, teils nur als zwei kleine, zusammenhängende Chromatinansammlungen.

Indem jetzt die Entwicklung weiter schreitet, bemerkt man zuerst und am klarsten in der grossen Dyade, dass die beiden Einzelkomponenten der Mitte entlang heller werden (Fig. 127, 128). Diese Erhellung vergrössert sich hier bald zu

einer vollständigen Längsspaltung (Fig. 152, a, 158, Taf. XXIII). Bei den kleineren Dyaden sieht man sie nur als eine deutliche Erhellung den Verlauf der Einzelbügel entlang. An *einer* Stelle kommt es aber, sowohl in der grossen wie in den mittelgrossen Dyaden, zu einer wirklichen *Spaltung* und zwar da, wo die beiden Schwesterchromosomen miteinander verbunden sind.

Die dadurch hervorgerufene Kluft kann sich eine kürzere oder längere Strecke in den respektiven Dyadenkomponenten fortsetzen, und die Verbindung der beiden Schwesterbügel wird nun dadurch vermittelt, dass die beiden Spaltteile in Verbindung stehen (Fig. 144-158). Während nun in einzelnen Fällen nur die *Enden* der beiden Spaltteile verbunden sind (Fig. 146), legen sie sich in anderen paarweise aneinander bis auf die oberste Spitze der Kluft. Hierdurch entstehen Dyaden von einem nussknackerähnlichen Aussehen (Fig. 144).

Eine Verbindung nach dem hier beschriebenen Grundprinzip finden wir bei allen Dyaden wieder, welche gross genug sind, klare Bilder zu geben. Von Interesse ist aber der Umstand, dass offenbar jede einzelne Dyade ihrer besonderen Modifikation dieses Grundtypus streng folgt. Dies führt dazu, dass man in den verschiedenen Zellen eines Stadiums mit Sicherheit einzelne der Dyaden erkennen kann.

Da unsere Untersuchung auf diesem Punkt für die Individualitätsfrage der Chromosomen von Bedeutung ist, werden wir einzelne Typen von Dyaden beschreiben, die sich mit Sicherheit in den verschiedenen Zellen wiedererkennen lassen.

Wir wählen die beiden Zellen (Fig. 151 a, b und Fig. 152 a, b), die so günstig vom Messer getroffen sind, dass sie eine solche Untersuchung zulassen.

Erstens können wir, wie dies in allen Zellen der Fall ist, leicht *die grosse Dyade* erkennen. Sie bildet jetzt mit ihren beiden Schwesterbügeln eine charakteristische 8-ähnliche Figur. In Fig. 151 ist sie, wie man sieht, von dem Messer getroffen, so dass ein Teil der Dyade sich im Schnitte b, der grösste Teil aber sich im Schnitte a befindet.

Auch die Enden dieser Dyade sind auf die soeben beschriebene Weise vereint. Aber — und dies ist besonders interessant — nur auf der *einen* Seite. Auf der anderen dagegen spreizen die Spaltteile nicht. Dieses Verhalten ist von Bedeutung für unsere Untersuchung der grossen Dyade, wenn sie kurz nachher die Ringform annimmt, wozu die jetzt beschriebenen Stadien stufenweise hinüberleiten.

Ausser dieser Dyade, die also die Anlage einer Ringform zeigt, begegnen wir auch einer anderen Dyade, die auf diesem Stadium eine Ringform darbietet, Fig. 151, b und Fig. 152, b. Diese Dyade ist viel kleiner und ihre Ringform ist schon auf diesem Stadium fertig ausgebildet. Auch hiersehen wir dasselbe Verhalten, dass nur in dem einen Vereinigungspunkt die Verbindung der Komponenten durch ein paarweises Zusammenstossen der gespaltenen Enden vermittelt ist. Die Verbindung ist offenbar an dem anderen Ende von lockerer Beschaffenheit ; denn etwas später löst sie sich auf, die zwei Teile strecken sich aus, und der Ring geht zuletzt in die Form einer gewöhnlichen, nicht ringförmigen Tetrade über.

Die dritte Dyade, die man mit Sicherheit in den verschiedenen Zellen erkennen kann, zeichnet sich durch eine sehr charakteristische Nussknackerform aus (Fig. 151, b und Fig. 152 a, Taf. XXIII). Die Bildung gibt ein so typisches Bild und ist so konstant in ihrem Aussehen und in ihrer Grösse, dass eine Verwechslung mit anderen Dyaden ausgeschlossen ist. In Fig. 144 haben wir diese Dyade aus fünf verschiedenen Zellen derselben Cyste gezeichnet. Fig. 144 ist nach Hermann-Präparaten, in Fig. 145 ist dieselbe Dyade aus nach Flemming fixiertem Material gezeichnet. Wir sehen genau dieselbe Form, nur ist die Dyade der letzten Fixierung mehr zusammengeschrumpft und deshalb kleiner. Alle die in Fig. 144, 145 wiedergegebenen Dyaden sind von einem Stadium genommen, das dem Stadium der Fig. 151 und 152 etwas vorangeht.

Noch eine vierte Dyade lässt sich auf dieselbe Weise in den zwei abgebildeten Zellen, (Fig. 151 und 152) erkennen.

Ihre gespaltenen Enden sind nur meist distal mit einander verbunden. Die ganze Dyade zeigt die Form eines V mit einem Fenster an der Spitze des V. In Fig. 146 haben wir drei solche Dyaden aus einer Cyste, die auf einer etwas früheren Entwicklungsstufe steht, gezeichnet.

Wenn wir endlich das Monosom nennen, das sich zu jeder Zeit durch seine eigentümliche Form und seine glatte Oberfläche auszeichnet, *können wir also jetzt jedenfalls fünf wohl charakterisierte Chromatinindividuen in den verschiedenen Zellen erkennen.*

2*) Monosom.* — Das Monosom zeigte, als wir es im Doppelbügelstadium verliessen ein Aussehen, das wir in Fig. 102-104, Taf. XXIII, wiedergegeben haben. Untersuchen wir jetzt seine Form in Zellen, die auf dem Entwicklungsstadium der Fig. 114, 115, Taf, XXIII, stehen, also auf einem Punkt wo die Polarisation zu schwinden anfängt, begegnen wir einer aüsserst interessanten Veränderung.

Die Monosombilder, denen wir begegnen, haben wir in Fig. 117, 118 wiedergegeben. Wir sehen eine klumpige, vakuolisierte Bildung von recht unregelmässiger Form, die nur *einen* konstanten Zug aufweisst, nämlich, dass sie auf einer Seite immer in zwei plumpe Enden ausläuft, die sich mehr oder weniger deutlich von der Hauptmasse des Körpers absetzen. Von diesen Bildern lässt sich die Entwicklung leicht und rasch zu denen verfolgen, die wir in Fig. 119 bis Fig. 123 gezeichnet haben. Und wenn wir dies machen, ist die Erklärung nicht schwer : Offenbar ist die Fusion der Schenkel in den Fig. 101-104 nur eine *scheinbare* gewesen, welche auf die die Monosomenenden stark anziehende Kraft der Centren zurückzuführen ist. Jetzt hört diese Kraft zu wirken auf, die Enden werden wieder frei, ziehen sich als ob sie elastisch wären, zurück, und das Monosom nimmt seine frühere Hufeisenform an.

Diese Beobachtung erklärt uns ein Monosomenbild, das wir (Fig. 116, Taf, XXIII) ohne es zu verstehen von einer späten Doppelbügelzelle gezeichnet hatten, ehe wir auf die folgende Entwicklung aufmerksam waren.

Sie *giebt uns auch von dem ganzen Prozess, den wir die « Konflexion des Heterochromosoms » genannt haben, den Aufschluss, indem sie uns zeigt, dass dieser in einer vorübergehenden Aneinanderlegung der beiden Monosomenschenkel besteht, die synchron mit der parallellen Konjugation einhergeht.*

Besonders bedeutungsvoll scheint uns dies Phänomen in zwei Hinsichten zu sein :

Erstens giebt es uns wertvolle Beiträge zur Kenntniss der Rolle der Centren und ihrer Bedeutung für die Polarisation der Autosomen, für die parallele Konjugation und für die Konflexion des Monosoms.

Zweitens ist diese Beobachtung für die Auffassung des Wesens der parallelen Konjugation wichtig. Wenn wir im Monosom sehen, dass die Fusion der Schenkel nur eine *scheinbare* ist, und dass es wieder seine ursprüngliche Form annimmt, so muss wohl — wenn überhaupt jemals ein Analogieschluss Berechtigung hat — der Analogieschluss für die Autosomen berechtigt sein, dass *die parallele Konjugation nicht zu einer Chromosomen-« Kopulation » leitet. Die parallel konjugierten Autosomen bilden kein Mixochromosom.*

Diese Annahme scheint uns um so sicherer, als wir schon oben gezeigt haben, dass auch das morphologische Verhalten der Autosomen eine solche Deutung wahrscheinlich macht.

Die jetzt gewonnenen Resultate können wir in folgenden zwei Gesetzen sammeln :

1) *Auf einem Punkt in der Entwicklung* — bei der Einleitung der parallelen Konjugation — *wirken die Centren auf alle freien Chromosomenenden im Kernlumen, sowohl die Autosomenenden als die des Monosoms anziehend ein. Hierdurch werden die parallele Konjugation der Autosomen und die Konflexion des Monosoms eingeleitet.*

2) *Indem diese anziehende Kraft später zu wirken aufhört, schwindet die Polarisation der Chromosomen, die parallel konjugierten Autosomen scheiden sich wieder, das Spaltungs-*

stadium ensteht, und das Monosom nimmt seine frühere Hufeisenform an.

Die Orthopterenliteratur hat von dieser letzten Phase des Konflexionsprozesses nichts zu melden. Nach einigen Verfassern wie OTTE (07, S. 488) und VEJDOVSKY (11-12, S. 69) ist die Hufeisenform, die zu dieser Zeit beobachtet wird, nur als ein Persistieren der ursprünglichen Grundform des Monosoms aufzufassen. Nach DAVIS ist die neue U-Form bei Steiroxys durch eine «development of a longitudinal split» verursacht. Dass der Prozess ihm entgangen ist, muss um so mehr erstaunen, als er selbst sagt : « It is interesting to note that the Monosom has at this time practically the same form as during the early growth period except that it is now much shortened and thickened » (08, S. 109). BUCHNER sagt, dass das Monosom « die Form eines Zylinders mit stumpfen Enden » annimmt (09, S. 367).

e) Bildung der Tetraden bei Locusta viridissima. Die Tetradenbildung bei Orthopteren.

1) *Autosomen.* — Wir haben bis jetzt nur von Chromosomen*dyaden* gesprochen. Wie man schon längst gesehen hat, ist diese Bezeichnung für die oben (S. 683) geschilderten Bilder eigentlich keine zutreffende. Schon indem wir zum ersten Male eine sichere Längsspaltung der Einzelkomponenten der Dyaden beobachtet haben, haben wir es ja eigentlich mit *Tetraden* und nicht mit Dyaden zu tun. Wir haben aber absichtlich die Bezeichnung Dyade beibehalten, da der Tetradenbegriff gewöhnlich für die morphologisch sehr charakteristischen ringförmigen, kreuzförmigen, etc. Bilder, die unmittelbar vor oder in der ersten Reifeteilung auftreten, vorbehalten wird.

Auch bei Locusta treten diese Tetradenbilder in charakteristischer Weise auf.

Die Entwicklung der soeben beschriebenen Dyaden ist leicht zu verfolgen. Die Kontraktion des Chromatins setzt sich weiter fort. In Fig. 158, Taf. XXIII sieht man deut-

lich, wie die grosse Dyade die Anlage einer ringförmigen Tetrade aufweist. Diese Ringform wird immer deutlicher, indem die Windungen der 8-Figur nach und nach ausgeglichen werden (Fig. 174, b und Fig. 164, Taf. XXIV). Die Kontraktion des Chromatins bewirkt, dass die Längsspalten später unsichtbar werden, um erst in der Anaphase der ersten Reifeteilung wieder hervorzutreten.

In Bezug auf die mittelgrossen Dyaden — die Dyade mitgerechnet, welche etwas früher eine Ringform zeigte, (S. 684) — sehen wir, dass der Winkel zwischen den Schenkeln des V immer grösser wird. Zuerst war er spitz, jetzt wird er stufenweise immer stumpfer. Schliesslich nähert er sich 180°, wodurch also die beiden Beine des V dazu kommen, eines in der Längsrichtung des andern zu liegen (Fig. 153-157, Fig. 158, rechts, Taf. XXIII).

Gleichzeitig richten sich die früher beschriebenen Spaltteile am Vereinigungspunkt im Verhalten zur Längsachse der Bildung quer hinaus, so dass sie senkrecht zu dieser zu stehen kommen. Die Spalten lassen sich noch erkennen, und das Resultat des ganzen Prozesses ist die Bildung der wohlbekannten kreuzförmigen Tetraden, *Tetrades-croix*, Grégoire (Fig. 167, 174. Taf. XXIV).

Nur eine einzige der mittelgrossen Tetraden zeigt nicht dies Verhalten. Sie zeigt das Aussehen, welches in Fig. 159, rechts, Taf. XXIII, wiedergegeben ist, muss mit anderen Worten zu den Tetraden des Rueckert'schen Typus gerechnet werden, welchen Grégoire den Namen *Tetrades-bâtonnets* gegeben hat.

Was endlich zuletzt die kleinen Chromosomen betrifft, so zeigen sie sich, wie es aus den Zeichnungen hervorgeht, als gepaarte Chromatinmassen, in welchen eine hellere Zone die Verbindungsstelle der beiden früher beschriebenen Bügel markiert. Unterdessen sieht man auch bei günstig getroffenen Individuen eine zweifellose Erhellung in der Längsrichtung der beiden Komponenten. Die Tetradenform lässt sich also auch für dieselben als der Grundtypus erkennen (Fig. 173, a; Fig. 174, b).

Wir haben insofern ausführlicher bei der Beschreibung der Tetradenformen verweilt, als sie uns später zu wichtigen Schlussfolgerungen betreffs der Individualität der Chromosomen Anlass geben.

— Ehe wir jetzt zu einer Schilderung des Monosoms während der beschriebenen Periode schreiten, ist es wieder notwendig einen Blick auf die *Literatur* zu werfen.

Wohl niemand, welcher die in der Orthopterenliteratur wiedergegebenen Zeichnungen miteinander vergleicht, kann darüber zweifeln, dass während der jetzt beschriebenen Periode in den verschiedenen Species derselbe Process sich in den Geschlechtszellen abspielt. Die Uebereinstimmung der Bilder ist *zu* gross.

Seitdem Mc. Clung im Jahre 1900 seine Zeichnungen Fig. 11, 14, 17, in 1902 Fig. 8, 9, 10, 11 und de Sinéty 1901 die Figuren 105, 107, 108 gegeben haben, begegnet man sozusagen überall in der Orthopterenliteratur Illustrationen, die, wo das Material wohl fixiert war, offenbar nach ähnlichen Bildern gezeichnet sind.

Wenn nichtsdestoweniger die Meinungsverschiedenheit darüber wie die Bilder aufzufassen sind, so gross ist, ist dies offenbar auf *Deutungsverschiedenheiten* zurückzuführen.

Ein gutes Beispiel darauf, wie Fehlerdeutungen — und in diesem Falle übrigens auch Fehlerbeobachtungen — zu ganz und gar falschen Resultaten leiten können, bietet wieder die Arbeit Otte's.

Auch Otte schildert nach der Konjugation eine Spaltung, und zwar in folgender Weise (07, S. 445) « Bald weichen die Fäden wieder auseinander und lassen die Doppelung klar erkennen. Allmählich rücken die Längshälften noch weiter auseinander. Nachdem die zusammengehörenden Fäden eine Zeitlang einen grösseren Abstand voneinander gehabt haben, rücken sie allmählich wieder nahe aneinander ». Etwas später (07, S. 448) : « Die grösseren von ihnen » — von den beschriebenen nach Otte wieder angenäherten Bügelpaaren — « sind oft in der Mitte umgebogen und bilden so Schleifen oder Winkel.

Ihre freien Enden neigen sich jetzt gewöhnlich gegeneinander, sie legen sich mehr oder weniger dicht aneinander und können auch verkleben. Dadurch entstehen ringförmige Figuren. Der Zwischenraum zwischen den beiden Fäden, die sich in der Synapsis aneinander gelegt hatten, ist hier noch recht deutlich sichtbar. Er verläuft in der Mitte der Ringe, die also Doppelringe sind.» « Je nachdem die Schenkel der Schleifen mehr oder weniger mit ihren Enden gegeneinander konvergieren und nach der Krümmung, die die Schenkel zeigen, erhalten wir alle Uebergänge von vollständigen Ringen zu 2 parallel verlaufenden Stäben. Es kann nun oft an der Biegungsstelle der Schenkel zu einer Durchteilung kommen.» « Es braucht aber der Doppelfaden sich nicht immer in seiner Mitte umzubiegen, sondern er kann gestreckt bleiben. Es entsteht so ein Doppelstab, dessen in der Mitte längsverlaufender Spalt den Zwischenraum darstellt, der durch die Aneinanderlegung der Fäden in der Synapsis entstanden ist. In der Mitte seiner Länge zeigt dieser Stab oft eine Durchteilung oder eine Divergenz der Einzelfäden. Diese Umbiegung nach aussen kann so weit gehen, dass ein gleichmässiges Kreuz ensteht.»

Wir begnügen uns hier damit, diese Beschreibung zu referieren, indem wir sie unter Hinweisung auf unsere Zeichnungen als durchaus fehlerhaft und missverstanden charakterisieren. Dass die Untersuchung des Verfassers sehr flüchtig gewesen ist, geht auch u. A. daraus hervor, dass er nicht einmal beobachtet hat, wie eine einzelne Dyade die anderen an Grösse weit übertrifft. Ueberhaupt macht er von den aüsserst charakteristischen Bildern des Stadiums, das wir in Fig. 127 bis Fig. 158, Taf. XXIII, wiedergegeben haben, keine Erwähnung. Wie seine Fehlerbeobachtungen ihn zu einer in der Literatur alleinstehenden, ganz irrtümlichen Deutung der Reifeteilungen führt, werden wir später erwähnen.

Sehen wir zu den andern Orthopterenforschern hin, finden wir, dass sie im grossen Ganzen in zwei verschiedene Gruppen geteilt werden können. Wir lassen die Sondererklärungen, welche Wilcox (95, 96, 97) und vom Rath (92, 95) betreffend der Entstehungsweise der Tetraden gegeben haben, ausser

Betracht. Sie sind wahrscheinlich auf weniger vollkommene Technik zurückzuführen und jetzt wohl als veraltet anzusehen. Buchner hat diese Angaben (09, S. 364) referiert, und wir werden es nicht wiederholen.

Die grosse Majorität der Orthopterenforscher, besonders alle die früher erwähnten, welche eine End-to-end-Konjugation annehmen, beschreiben zwar eine Längsspaltung der Chromosomen. So heisst es bei Buchner (09, S. 346) : « Bei allen Orthopteren die bisher untersucht worden waren, wurde eine solche Längsspaltung der Fäden beschrieben. » Es ist aber unnötig darauf aufmerksam zu machen, dass diese Längsspaltung als eine Längsspaltung der end-to-end-konjugierten Chromosomen und also von der von uns geschilderten in prinzipiell verschiedener Weise aufgefasst wird.

Nach dieser Längsspaltung leiten diese Forscher die Bildung der Tetraden folgendermassen ab, wie bei Wilson (12, S. 382) in seiner Kritik geschildert : « Paulmier, Mc. Clung and other earlier students of the insects assumed the primary type to be a tetrad-rod, representing two univalent chromosoms united ent-to-end, and longitudinally split. From this type the double cross was assumed to arise by a drawing out of the central region of each longitudinal half from the synaptic point to form the lateral arms of the cross. The ring-form was supposed to arise by a secondary bending around of the two pricipal arms until the free ends united, the V-forms by a scharp flexure of the bivalent at the synaptic point. »

Wir müssen hinzufügen, dass dies von Wilson sogenannte « synaptic point » nach der Beschreibung der erwähnten Verfasser durchbrochen wird. (Mc. Clung 02, S. 191 : « broken accross ».) Die fertige Tetrade zeigt also zwei Spalten wovon eine eine Längsspalt, die andere eine Querspalt vertritt.

Die andere Hauptauffassung ist die in dieser Arbeit vertretene. Sie leitet die Entstehung der Tetraden von zwei Längsteilungen, von welchen die erste eine Trennung der früheren Konjuganten repräsentiert, ab, wie wir sie bei

Locusta so klar und unzweideutig vorgefunden haben. Der erste, welcher die Tetradenbilder von zwei Längsteilungen ableitet, ist DE SINÉTY (02, S. 214, u. f.), welcher eben bei Orthopteren diese Entstehungsweise vorfindet. Seine Deutung der Tetradenbildung ist aber nicht korrekt, und WILSON gebraucht deshalb auch von dieser Theorie der Tetradenentstehung auf Basis zweier Längsteilungen den Ausdruck : « First clearly worked out by the SCHREINERS in Tomopteris» (12, S. 383).

In der Orthopterenliteratur schliessen sich an diese Auffasung folgende Verfasser :

MORSE sagt selbst (09, S. 513), dass er sich trotz verschiedenheiten der Beschreibungen an das Tomopterisschema anschliesst.

GRANATA dagegen giebt, obgleich er kein Anhänger der Lehre von der parallelen Konjugation ist, (10, S. 196) ein Tetradenschema, das dem SCHREINER'schen in vieler Hinsicht ähnelt. Das gegenseitige Verhalten der Tetradenkomponenten deutet er aber in einer anderen Weise.

Ferner ist hier WILSON zu nennen. Er sagt (12, S. 383) : « On the whole however it seems to me that the evidence points more strongly to the opposite interpretation » (d. h. SCHREINERS) «Though all this is some hypothetical as applied to these insects, I consider it the most probable view for several reasons ». Nach einer näheren Motivierung setzt er (12, S. 384) fort : « I nevertheless adopt this conclusion only in a provisional way as it is still based to large extend upon indirect evidence ».

Das grösste Gewicht legen wir aber darauf, dass sich MONTGOMERY, zwar auf Basis einer Untersuchung der Hemipteren, 1911, ohne jeden Vorbehalt sich an das Tomopterisschema anschliesst. Er giebt eine Schilderung der Entstehung der Tetraden, die mit der SCHREINER'schen ganz übereinstimmt und schliesst die Beschreibung mit folgenden Worten ab : « No other interpretation seems justified after a long and repeated study of the whole series of phenomena. » (11, S.

742). Diese Aüsserung von dem Urheber der End-to-end-Konjugation ist um so mehr interessant, weil er auch gleichzeitig selbst darauf aufmerksam macht, wie die beiden Theorien doch zu demselben Endresultat führen, und auf den Punkt hinzeigt, wo die Fehlerdeutung der ältesten zu suchen ist : « My orgiginal conclusion was right that in the species examined by me the chromosomes are paired end to end in the first maturation spindle and in the late prophase. But I made my error, in overlooking or giving scant attention to most of the stages preceeding the pachytène condition » (11, S. 753).

Nicht nur ein Uebersehen dieser Stadien, sondern auch eine fehlende Aufmerksamkeit gegenüber den Stadien, die wir in Fig. 114, 115 und Fig. 126, Taf. XXIII wiedergegeben haben, erklärt diese fehlerhafte Deutung der Tetradenentstehung. Die Chromosomen sind nämlich zu dieser Zeit schwach gefärbt, und wir hatten schon recht lange unsere Präparate durchmustert, ehe wir auf diese Bilder aufmerksam wurden. Hat man sie aber erst gesehen, konstatiert man bald, dass sie nicht selten und ausserordentlich typisch sind. In der Orthopterenliteratur finden wir, mit Ausnahme der Fig. 70 in der Arbeit Davis', keine solchen Bilder, und dies ist von grosser Bedeutung, denn zweifellos legen diese Bilder, wenn man ihrer weiteren Entwicklung folgt, der zuerst erwähnten Theorie der Tetradenaufbau unüberschreitbare Hindernisse in den Weg.

Die Erwähnung dieser Bilder giebt uns Veranlassung mit einigen Worten die Untersuchung Vejdovsky's wieder zu nennen. Dieser Verfasser nimmt auch eine Tetradenbildung an, welche dem Schreiner'schen Typus ähnlich ist (11-12, S. 66). Nichtsdestoweniger sind wir, wie früher erwähnt, dazu geneigt zu glauben, dass dieser Verfasser Spaltungsstadien und Konjugationsstadien verwechselt hat. — Vgl. auch seine eigene Bemerkung (11-12, S. 60) : « Diese Dyaden können leicht den Eindruck erwecken als ob es sich hier um die in Kopulation eintretenden Einzelchromosomen handeln würde ». Eine solche Verwechslung ist, wie wir gesehen ha-

ben in unserem Material ganz ausgeschlossen, da die Bilder durchaus verschieden sind.

Als einen für die richtige objektive Deutung verhängnisvollen Satz müssen wir folgende Aussage VEJDOVSKY's referieren : « Nachdem der Verlauf der Leptonemen und Mixochromosomen polar orientiert war, bewahren selbstverständlich auch die Dyaden diese polare Anordnung. Da sie sich aber in der Folge verkürzen und verdicken und die Länge der einzelnen Doppelfäden verschieden ist, erscheint die Gesamtheit der Dyaden in der bekannten polaren Gruppierung, die man nach dem Vorgange EISEN's als Buquettstadium bezeichnet » (11-12, S. 59).

Was uns betrifft, müssen wir gestehen, dass es für uns ganz unbegreiflich ist, warum eine Polarisation, weil sie sich zu *einer* Zeit der Entwicklung geltend gemacht hat, « selbstverständlich » in dem nächsten Stadium bewahrt werden soll. Im Gegenteil haben wir in unserem Material gezeigt, dass das Spaltungstadium eben dadurch charakterisiert ist, dass die frühere Polarisation jetzt aufhört.

Wir glauben nicht ohne Grund zu reden, wenn wir von der ganzen Darstellung VEJDOVSKY's auf diesem Punkt sagen, dass der Leser sich nicht von dem Eindruck befreien kann, dass theoretische Vorderhandbetrachtungen auf die objektiven Beobachtungen des Verfassers eingewirkt haben. So heisst es z.B. (11-12, S. 58) : « Wenn wir somit die nachfolgend zu besprechenden jungen Dyadenstadien eine Erklärung näher bringen wollen, so müssen wir annehmen... », und kurz nachher : « Sollen wir nunmehr die so differenzierten Substanzen der Dyaden einer Erklärung näher bringen, so müssen wir als sichergestellt annehmen... » — um nur einige Beispiele zu nennen.

Was endlich die beschriebene und in den Fig. 84, 85 ,112, 116 so schematisch regelmässig abgebildete Spiralstruktur der Dyaden betrifft, müssen wir davon nur sagen, dass ähnliche Bilder bei Locusta absolut ausgeschlossen sind. Wie VEJDOVSKY die später beschriebenen Tetraden aus diesen

Bildern abzuleiten vermag, mag dahinstehen. Die Erklärung, die er (11-12, S. 66) giebt, dass die Tetraden sich « erst in den letzten Prophasenstadien » bilden, « als die Spiralwindungen des Chromonems die höchste Stufe der Kondensation und die Chromosomen das letzte Mass der Verkürzung erreicht haben» — diese Erklärung ist bei weitem nicht befriedigend. Wie wir gesehen haben, und wie eine Reihe von Forschern gezeigt hat, treten die Tetraden schon viel frühzeitiger auf.

2) *Verhalten des Monosoms während der Tetradenbildung.* — Wie wir uns erinnern, enstand die Tetradenanlage der Autosomen dadurch, dass die beiden Komponenten der Dyaden längsgespaltet wurden. Wenn wir das Monosom zur selben Zeit untersuchen, zeigt sich, dass auch dies eine ganz analoge Längsspaltung erleidet.

Die frühere Vakuolisierung lässt sich noch in den Figuren 122, 123, Taf. XXIII, erkennen. Nach und nach schwindet diese, und wir sehen schon in Fig. 161, 162, Taf. XXIV, die Spuren einer unzweifelhaften Längsspaltung des Monosoms. Jetzt richtet sich gleichzeitig die Hufeisenform nach und nach aus, und wir bekommen Bilder wie in Fig. 163, 174 a, 175 a, links.

Otte, welcher diese Längsspaltung gesehen hat, macht sich hier einer verhängnissvollen Missdeutung schuldig, indem er (07, S. 448) ausdrücklich betont, dass « dieser Spalt kein Längsspalt ist, sondern der Zwischenraum, der durch die Zusammenlegung der beiden Schenkel des akzessorischen Chromosoms entstanden ist ». In gleicher Weise hatte übrigens schon früher de Sinéty den Spalt aufgefasst (02, S. 110). Später finden wir dieselbe Beschreibung in Davis Arbeit wieder (08, S. 109-110).

Diese Deutung ist sicherlich ganz falsch. Schon Mc. Clung hat in seiner erneuten Untersuchung « because of the mistake of this author » (Otte)eine genauere Beschreibung des Monosoms auf diesem Stadium bei *Xiphidium fasciatum* gegeben. Er hat ferner auf den Punkt aufmerksam gemacht, welcher das Missverständniss erklärt. Es heisst bei ihm (08, S. 257) :

« The longitudinal cleavage of the thread is not at any time very apparent, but indications of it are not lacking. The point of interest at this stage is that before the metaphase is reached the rod has almost invariably become almost straight. It was the failure of OTTE to notice this point that led him into error with regard to the division of the accessory chromosome. » Die ganze Beschreibung Mc. CLUNGS stimmt hier mit unseren Befunden bei Locusta überein.

Wie Mc. CLUNG sagt GRANATA : Non e impossibile distinguere in qualche caso durante la profase un inizio di divisione longitudinale del cromosoma accesorio » (10, S. 211). In gleicher Richtung sprechen sich auch BUCHNER (09, S. 368) und VEJDOVSKY (11-12, S. 71) aus, obwohl der letzte Verfasser erst in der folgenden Anaphase den Anfang der Längsspaltung zu erkennen vermocht hat.

2. Die erste Reifungsteilung.

a) Beschreibung der Befunde.

Prophase. — Wenn wir hier diese Ueberschrift setzen, müssen wir sofort feststellen, dass der Zeitpunkt insofern willkührlich gewählt ist, als die Entwicklung von dem Spaltungsstadium zur Metaphase der ersten Reifungsteilung selbstverständlich eine durchaus kontinuierliche ist. Unterdessen bildet die Auflösung der Kernmembrane ein Zeichen der Annäherung der ersten Maturationsteilung, und bald erleiden die Autosomen Veränderungen, welche zeigen, dass eine Teilung nahe ist.

Wir werden die Fig. 174 a, b, c, Taf. XXIV, betrachten. Sie geben eine ausserordentlich günstig getroffene Zelle wieder. Die Kontraktion der Autosomen ist, wie wir sehen, weiter fortgeschritten, und die Lage der einzelnen Tetraden ist in den drei Nachbarschnitten eine so günstige, dass wir jetzt die Gelegenheit haben sämmtliche Einzelindividuen zu untersuchen.

Die grosse Tetrade bildet eine mächtige 8-Figur (Fig. 174, b).

Ihre Substanz ist so kontrahiert, dass wir nicht länger die Längsspaltung der Komponenten erkennen können. Von ihr zum Teil gedeckt liegt *der einzige* früher erwähnte *Tetraden-bâtonnet.* In den beiden minderen Zellenanschnitten begegnen wir ferner alles in allem *drei schönen Tetraden « en croix »* (Fig. 174 a, c) Endlich tritt das längsgespaltene, glatte *Monosom,* (Fig. 174 a), sehr schön hervor.

Die beschriebenen Chromosomenindividuen finden wir nun auch in der Zelle Fig. 173 a, b. wieder, sowohl den Ring, die drei Tetrades-croix, den Tetrades-bâtonnet wie das längsgespaltene Heterochromosom. Die einzelnen Chromosomenbilder sind aber in dieser Zelle nicht so klar. Was uns besonders interessiert ist hier der Umstand, dass wir in dieser Zelle mit Sicherheit 15 Chromosomenindividuen zählen können.

Jetzt nähert sich die Kontraktion der Chromosomen ihrem Höhepunkt, die Spalten der Tetraden werden völlig verdeckt, die Oberfläche wird glatt wie die des Monosoms, und die äussere Form wird etwas verwischt, obwohl sich fortwährend der frühere Tetradenaufbau erkennen lässt.

In Fig. 175 a, b, c ist noch eine besonders günstige Zelle gezeichnet. Wir fordern dazu auf, sie mit der in der Fig. 174 a, b, c gegebenen zu vergleichen. Wieder begegnen wir — und in ganz unverkennbarer Weise — der grossen Tetrade, die jetzt endlich die definitive Ringform angenommen hat, dem Monosom links, den drei Tetrades-croix, Fig. 175 a, c, und in dem mittleren Anschnitt, Fig. 175, b, einem Chromosomenindividuum, dessen Form sich leicht auf den früheren Tetrades-bâtonnet zurückführen lässt. Was die kleineren Chromosomen betrifft, sehen wir, wie sie jetzt so stark kontrahiert sind, dass ihre Tetradennatur, die noch in Fig. 174, b, in einzelnen Individuen erkannt wird, fast ganz verdeckt ist.

Von der ringförmigen Tetrade müssen wir noch hinzufügen, dass sie an dem einen Verlötungspunkt der beiden Halbringe, da wo die Verbindung durch die gegenseitige Vereinigung der beiden früher gespaltenen Enden vermittelt wurde, eine

stark verdickte, hervortretende Stelle zeigt, die ihr den Charakter eines Siegelringes verleiht.

Unter Hinweisung auf unsere Zeichnungen ist es überflüssig zu betonen, dass auf diesem Stadium *nur* die grosse Tetrade Ringform zeigt. Die Ringform wird in keinem der übrigen Chromosomenindividuen wiedergefunden, wie dies in OTTE's unpräciser und wenig eingehender Schilderung angedeutet wird. Ebenso fehlerhaft ist auch die Aüsserung desselben Verfassers, wenn er von den Tetraden-kreuzen sagt : « Diese bei Locusta seltenen kreuzförmigen Figuren... » (07, S. 449).

Vom *Monosom* ist endlich zu sagen, dass es gleichfalls der Länge nach kontrahiert ist. Es stellt sich hervor als ein noch etwas gebogenes, sehr charakteristisches, längsgespaltenes Gebilde, dessen Aussehen aus den Figuren 174 a und 175 a klar hervorgeht.

Jetzt tritt der Spindelapparat in Wirksamkeit und ordnet die Tetraden in die Aequatorialplatte der ersten Reifungsteilung.

Metaphase. — Die Bilder, die uns hier begegnen, sind in der (Fig. 179 a, b, Taf. XXIV), wiedergegeben. Die Form der Chromosomen geht aus der Zeichnung hervor. *Das grosse Chromosom* bewahrt seine *Siegelringform*, der Ring ist aber so verdickt, dass nur eine ganz kleine Mittenpartie fortwährend offen ist. *Die mittelgrossen Tetraden* sind so stark kontrahiert, dass sie sogar zum Teil etwas in der Breite ausgezogen erscheinen.

MC. CLUNG und seine Schule meinen jetzt, dass sich die Tetraden mit ihrer früheren *Längs*richtung im Plan der Aequatorialebene einstellen, und dass also die erste Reifeteilung eine Längsteilung der Tetraden hervorruft (00, S. 82). Dies ist in unserem Material jedenfalls für die ringförmige und für einige der mittelgrossen Individuen ausgeschlossen. Wir können die Einstellung dieser Tetraden mit ihrer Längsrichtung perpendikulär auf diese Ebene verfolgen.

MC. CLUNG sagt in seiner letzten Arbeit über Xiphi-

dium über das Verhalten der ringformigen Tetraden : « In the case of the ringshaped chromosomes, because of their position, I am inclined to believe that there occurs a segregating division. I hope to present in another paper the evidence for my belief that rings of this charakter are divided transversely while those that ly in the plane of the equatorial plate, such as I have described for other species of orthoptera, are longitudinally cleft » (08, S. 258).

Bei Locusta erleiden der Tetradenring und einige der mittelgrossen Tetraden unzweifelhaft eine Querteilung. Wie diese Teilung zu deuten ist, vgl. S. 709.

Ob vielleicht auch einige der mittelgrossen Individuen sich horizontal einstellen und folglich in der Längsrichtung geteilt werden, lässt sich bei diesem Objekt schwer mit Sicherheit entscheiden, da diese Tetraden relativ kurzs ind Die folgende Schilderung fusst deshalb vorzugsweise auf dem Verhalten der grösseren Tetraden.

Die kleinen Chromosomen stellen sich als ovale, an beiden Enden oft etwas spitz ausgezogeneBildungen in den Aequatorialplan ein. Schon sehr früh, während die grösseren Tetraden das typische Metaphasenbild darbieten, zeigt sich in ihnen die erste Spur der Anaphase als eine anfangende Einschnürung in der Mitte, Fig. 179, b.

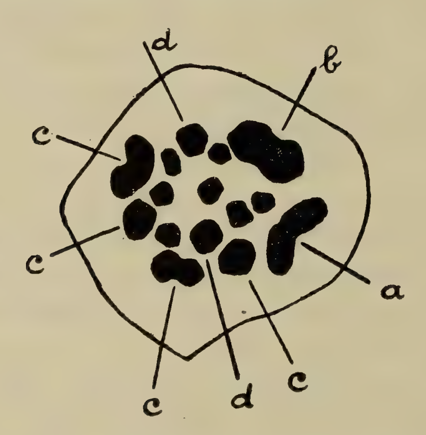
Endlich ist das *Monosom* zu nennen. Auch in ihm ist jetzt der frühere Längsspalt verdeckt. Es liegt als eine längliche, etwas gekrümmte Bildung immer in der peripheren Partie des Spindels (Fig. 179, b). Es liegt selten genau im Aequatorialplan, sondern ist fast immer schon in der Metaphase etwas nach dem einen Pol der Zelle gezogen durch eine Zugfaser, die in der Mitte der Bildung inseriert.

Zählen wir die Chromosomenindividuen — und das lässt sich in günstigen Zellen, z. B. in der Figur 179 a, b auch von der Seite tun, *finden wir immer 14 Chromosomenindividuen + das Monosom*, also genau die Hälfte der Spermatogonienautosomen + das Monosom.

Wenn wir ihre Grössenverhältnisse studieren, finden wir

hier auch bei vergleichender Untersuchung zahlreicher Zellen, ausser dem immer dominierenden Ring, vier « mittelgrosse » Individuen, die sich von den übrigen durch ihre Grösse auszeichnen. Unter diesen vier ist wieder ein etwas grösser als die drei übrigen (links in Fig. 179 a, links in Fig. 181 a, Taf. XXIV). Die übrigen Chromosomenindividuen bilden bis zu den kleinsten einen allmähligen Uebergang.

Selbstverständlich ist eine solche Grössenuntersuchung nur unter der schärfsten Kritik vorzunehmen, und nur weil wir unsere Befunde in dieser Hinsicht bei einem vergleichenden Studium einer Reihe anderer dazu geeigneten Zellen kontrolliert haben, wagen wir unsere Resultate auf diesem Punkt als ganz zweifellos festzustellen.



TEXTFIG. E. — Aequatorialplatte der 1 Reifungsteilung. Vgl. Fig. 178, Taf XXIV. *a*, Monosom. *b*, die grosse ringförmige, *c*, die vier mittelgrossen Tetraden.

Betrachten wir nun eine Aequatorialplatte von der Fläche (Fig. 178, Taf. XXIV, Textfig. E), so bietet diese ein überaus klares Bild. Die einzelnen Chromosomenindividuen liegen ganz frei ohne einander zu berühren.

Erstens ist zu verzeichnen, dass wir auch hier nach ausserordentlich zahlreichen Zählungen die Chromosomenzahl 15 feststellen. Für das Studium der Grössenverhältnisse haben natürlich diese Bilder nur einen relativen Wert, da ja die

Längenausdehnung sich nicht geltend macht. Unsere Beobachtungen über die Individualität der Chromosomen werden aber auch hier in schönster Weise erweitert. Wir sehen in allen Aequatorialplatten das grosse, auf der einen Seite etwas verdickte Ringchromosom als eine frappante, tief gefärbte Masse (Textfig. E, b). Demnächst erkennen wir — immer an der Peripherie der Platte — das Heterochromosom (a). Immer von der Seite gesehen tritt es als eine längliche, etwas wurstförmige Bildung hervor. Wir bemerken, dass es hier etwas schwächer als die übrigen Chromatinindividuen gefärbt ist, und dass es in der Mitte auf der convexen Seite, welche immer nach dem Centrum der Zelle kehrt, eine kleine Einkerbung zeigt. Die Annahme, dass diese Einbuchtung auf irgend eine Weise durch die Insertion des Spindelfadens verursacht wird, liegt nahe.

Diesen beiden Chromosomen am nächsten an Grösse kommen auch hier 4 mittelgrosse Chromosomen (c). Von diesen zeichnet sich immer eine durch eine plumpe V-Form aus (Fig. 173 oben links), eine andere lässt sich in allen Zellen durch eine Verengung der Mittenpartie erkennen. Nach diesen 4 mittelgrossen Chromosomen folgen 2 (d), die zwar kleiner sind, aber doch deutlich grösser als die übrigen7 ganz kleinen.

Die Chromatinindividuen lassen sich also ihrer Grösse nach folgendermassen gruppieren :

$$1 + 4 + 2 + 7 + \text{ein Monosom.}$$

In den Spermatogonien war die Chromosomenformel :

$$2 + 8 + 4 + 14 + \text{ein Monosom.}$$

Mit der Ausnahme, dass immer das grosse Chromosom und das Monosom, im Regel auch die mittelgrossen, an der Peripherie der Platte liegen, zeigen die übrigen keine charakteristische Anordnung.

Anaphase. — Klare Anaphasenbilder geben die Fig. 181 a, b und Fig. 186 a, b, Taf. XXIV. Was das grosse Chromosom betrifft, sehen wir, wie die siegelringartige Verdickung, indem die beiden Halbringe auseinander gezogen werden, ausgeglichen wird. Kurz nachher tritt eine Längserhellung in den

beiden Halbringen ein, welche das Wiederauftreten des früher beschriebenen Längsspaltes verkündet (Fig. 186, a). Schnell verwandelt sich die Erhellung zu einem wircklichen Spalt, die Enden der Spaltteile weichen auseinander (Fig. 187), und die beiden Spalthälften sind zuletzt nur an dem Insertionspunkt der Zugfaser miteinander vereinigt. Auf diese Weise entsteht das charakteristische grosse Chromosomenkreuz der Anaphase, Fig. 188 b, Taf. XXV. — Wenn wir in dem folgenden den Ausdruck : « Kreuz » gebrauchen, so müssen wir auf unsere Zeichnungen hinweisen. Dies Kreuz ist ja etwas ganz anders als die Bildungen für welche wir früher die gleiche Bezeichnung gebraucht haben, nämlich die Tetradenkreuze.

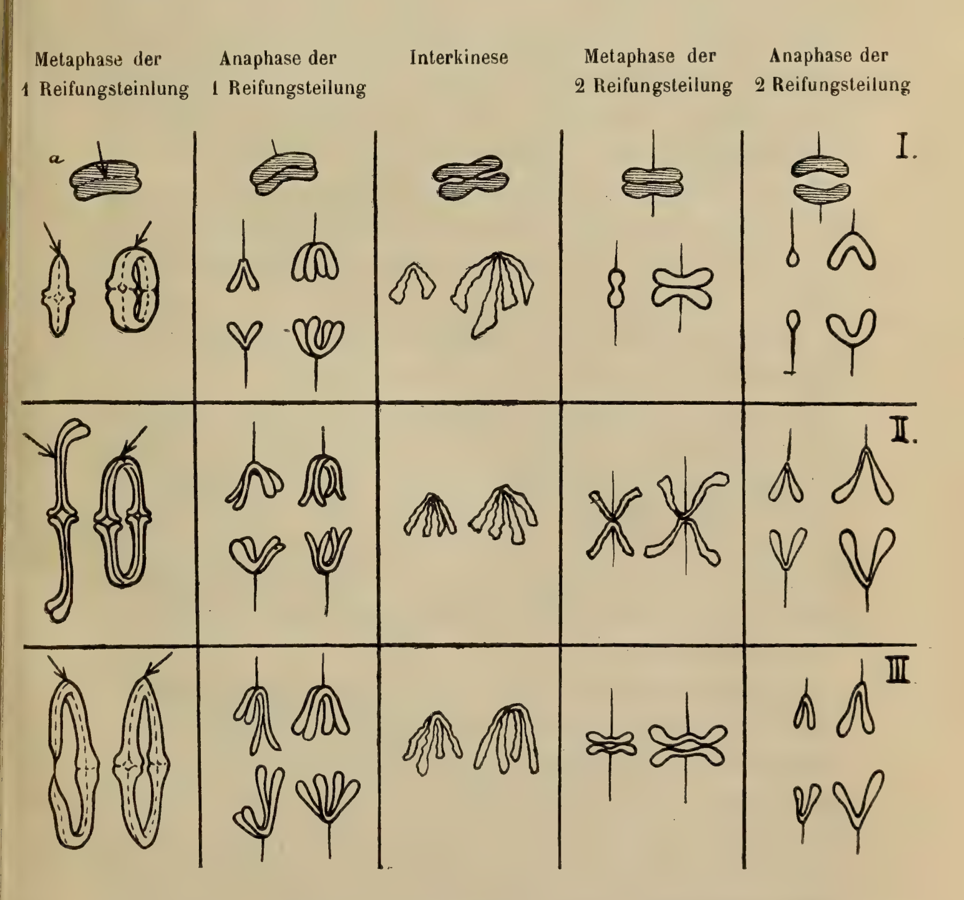
Die Teilung der mittelgrossen Chromosom zeigt ein etwas anderes Verhalten. Auch hier kommt, jedenfalls bei einigen Individuen, der frühere Längsspalt wieder zum Vorschein. Hier inserieren aber die Zugfasern an den Enden der ursprünglichen Tetraden, und indem auch hier die Spaltteile in diesem Insertionspunkt vereinigt bleiben, wird das Resultat, dass die Tetradenhälften, indem sie geschieden und gegen die respektiven Pole gezogen werden, umgekehrt herzförmige und später plump V-förmige Bilder darbieten. Wir haben den Vorgang in Fig. 182-185 Taf. XXIV wiedergegeben.

Die Bilder, die uns begegnen, sind dieselben, welche MONTGOMERY bei Syrbula beschreibt (05, S. 171) : « In the Anaphase of this reduction division as homologous univalent chromosomes move appart from each other, each opens up in the form of a V. This opening is the reappearence of the longitudinal split, since it is a cleft along the long axis of each univalent chromosome. This split is widest and appears first at the end of the chromosome turned toward the equatorial plane and rarely extends quite through the opposite end. »

Hier unterscheiden sich unsere Befunde von dem Tomopterisschema SCHREINER's. Bei Tomopteris, wo die Tetraden ausserordentlich viel länger sind, so dass sie *f*-ähnliche und S-ähnliche Bilder geben, inserieren nämlich die Zugfasern

nicht terminal sondern *in der Mitte* der betreffenden Tetradenhälfte oder subterminal, und indem jetzt die Spaltung eintritt, bleiben auch hier ganz wie bei Locusta die Spalthälften am Insertionspunkt der Zugfasern vereint, und wir bekommern kreuzförmige Bildungen, die im Prinzip ganz ähnlich denjenigen sind, welche sich bei der Teilung der Tetraden*ringe* bilden.

Wir haben dies Verhalten durch das folgende Schema illustriert :



TEXTFIG. F. — Schema. I Locusta, II Tomopteris, III Salamandra. —› Insertionspunkt der Zugfaser, a Das Monosom.

Alle die drei gewählten Beispiele geben für denselben Grundtypus Ausdruck. Die Bilder, denen wir begegnen, sind aber bei den einzelnen etwas verschieden. *Diese Verschiedenheit ist von dem Insertionspunkt der Zugfaser abhängig, indem dieser das Aussehen der folgenden Bilder bestimmt.* . Die Beispiele, die dies Gesetz illustrieren, können leicht vermehrt werden. Wo die Zugfasern *in der Mitte* der resp. Tetradenhälften bzw. Halbringen inserieren, bilden sich während der Anaphase Kreuze wie bei Tomopteris, wo sie *an den Enden* der Tetraden inserieren, sehen wir V-förmige Bilder, wie die der mittelgrossen Chromosomen bei Locusta.

Später, wenn wir das Verhalten des Monosoms während der Telophase erwähnen, werden wir sehen,dass auch diese Bildung sich in ganz ähnlicher Weise verhält, und dass wir kaum zu weit gehen, wenn wir annehmen,dass die Bedeutung dieses Insertionpunktes einfach auf eine Klebrigkeit der Substanz beruht, welche die Insertion des Fadens vermittelt (Vgl. S. 707).

Was die kleinsten Chromosomen betrifft, so sind sie zu klein um die Detaillen des Processes zu zeigen.

Wie es von unseren Zeichnungen hervorgeht, verbinden oft recht dicke Lininfäden noch eine Zeit nach der Teilung die ursprünglich zusammengehörenden Teilhälften. Besonders klar geht dies aus der Fig. 186 a, b, Taf. XXIV, hervor. Diese schöne Zelle kann gerade als eine ideale Anaphase bezeichnet werden. Sie gestattet eine Zählung der Chromosomen und zeigt klar den früher beschriebene Grössenunterschied der Einzelindividuen.

Es bleibt noch übrig einige Worte dem *Monosom* während der Anaphase zu widmen. Dies Chromosom ist das einzige, das hier keine Teilung erleidet. Da es in der Metaphase nie genau im Aequatorialplan gefunden wurde, versteht man leicht, dass es auch während der Anaphase einen Vorsprung hat. In sehr überzeugender Weise lässt sich seine Wanderung gegen den einen Zellpol verfolgen (Fig. 181 b, unten, Fig. 186 a, unten, Taf. XXIV, Fig. 188 a, oben, Taf. XXV). Von Interesse ist es, dass während es sich dem Pol

nähert, der frühere Längsspalt auch hier zu Tage tritt (Fig. 188 a). In der späteren Anaphase liegt es als ein deutlicher Doppelstab nahe dem Zellpol. Wo es von der Seite gesehen wird, sieht man, dass die Mittenpartie der Doppelbildung etwas verengt ist.

Telophase. — In Fig. 190 und Fig. 191, Taf. XXV, haben wir zwei Bilder von einem frühen Telophasenstadium gezeichnet. Bei dem einen ist die Tochterplatte von unten gesehen, bei dem anderen von oben. Beide zeigen die charakteristische Zahl und den typischen Grössenunterschied der Chromosomen. Nur in der einen Zelle sehen wir ein — übrigens nicht günstig getroffenes — Monosom. Die Form der Chromosomen ist gut demonstrierbar. Wir begegnen dem grossen kreuzförmigen Chromosom, und wir sehen, wie die anderen eine plumpe V-Form zeigen, die schon Uebergänge zu einer « dumbell »-Form aufweisen.

Allmählich werden jetzt die Chromosomen alle in einer rosettenförmigen Anordnung gesammelt (Fig. 192), indem der Scheitel des Kreuzes und die Spitzen der V'en gegen den gemeinsamen Pol gerichtet sind. Die einzelnen Chromosomen liegen jetzt einander sehr nahe. Dies ist das Bild, das uns begegnet, indem eine beginnende Einschnürung des Protoplasmas verkündigt, dass auch die Teilung des Cytoplasmas angefangen hat.

Gleichzeitig damit, dass diese Einschnürung weiter schreitet, so dass zuletzt die beiden Tochterzellen nur durch den strahlenbündelförmigen Spindelrest verbunden sind (Fig. 194, Taf. XXV), lockert sich das Chromatin, die einzelnen Chromosomen dehnen sich in die Länge, und dazwischen kommen dünne Lininfäden zum Vorschein. Indem der Przoess weiter geht, sammeln sich die aufgelockerten Chromosomen zuletzt zu einer kernähnlichen Hohlkugel, ohne dass es jedoch zur Ausbildung einer Kernmembrane kommt. Diese Bilder gehören zu den in Zeichnung am schwersten wiederzugebenden. — Wir gebrauchen den Ausdruck « Hohlkugel », weil die grösste Menge des Chromatins zur Oberfläche der kern-

ähnlichen Bildung angesammelt ist. Auch im Inneren der Kugel sind aber Chromatinzüge gelagert.

Bei einer flüchtigen Betrachtung bekommt man leicht den Eindruck, dass die Anordnung des Chromatins auf diesem Stadium eine planlose ist. Untersucht man aber genauer die jetzt beschriebenen Zellen, wird man jedoch bald darüber klar, dass dies nicht der Fall ist. Wir finden nämlich auch hier Chromatinindividuen, die uns die früheren Anaphasenformen der Chromosomen erkennen lassen. Und es ist wieder das grosse Chromosom, das uns bei dieser Deutung hilft.

Bei günstig getroffenen Zellen (Fig. 195) begegnen wir nämlich der charakteristischen Kreuzform dieses Chromosoms. Die vier Füsse des Kreuzes sind gelockert und haben sich in unregelmässiger Weise in die Länge ausgedehnt. Bei stark abdifferenzierten und deshalb mehr durchsichtigen Zellen ist aber die Kreuzform nichtsdestoweniger klar wahrzunehmen. Auch die Form der mittelgrossen Chromosomen lässt sich zum Teil erkennen. Sie haben auch ihre frühere Grundform beibehalten. Diese ist aber durch die Lockerung und die Dehnung der beiden Enden verändert. In Fig. 195 sieht man zwei solche Chromosomen, die das grosse kreuzförmige Chromosom überkreuzen. Auch ein Vergleich mit den Bildern, denen wir während der Interkinese begegnen, bestärken die Richtigkeit dieser Beobachtung.

Nur ein einziges Chromosom durchgeht keine der jetzt beschriebenen Veränderungen, nämlich das *Monosom.* Es unterscheidet sich hierdurch scharf von den Autosomen. Es wandert, wie gesagt, nach dem einen Pol und bewahrt die ganze Zeit seine glatte Oberfläche und das Aussehen wie bei der späteren Anaphase.

Auch hier hält es seine « splendid isolation » aufrecht, indem wir es immer an der Peripherie der Autosomenkugel finden, ohne dass es mit dieser verbunden ist. Die Fig. 194, Taf. XXV, giebt von dem ganzen Verhalten des Monosoms die beste Aufklärung. Wir sehen, wie nur eine der beiden Tochterzellen ein Monosom enthält.

In Fig. 193 haben wir ein isoliertes Monosom wiedergegeben. Wir sehen wie der Längsspalt jetzt ganz ausgebildet ist. Das Chromosom besteht aus zwei selbständigen Balken, die nur in einem Punkt, nämlich in der Mitte, vereinigt sind. Dies ist sehr interessant. Es ist nämlich auch im Monosom dies der Punkt, wo die Zugfaser inserierte, was früher im Profilbild eine kleine Einkerbung (Fig. 178, Taf. XXIV) verursachte. In der folgenden Entwicklung sind fortwährend die beiden Spalthälften des Monosoms in diesem Punkt vereinigt, bis sie in der zweiten Reifungsteilung geschieden werden.

Dass unsere Beschreibung hier korrekt ist, wird dadurch bestärkt, dass Mc. CLUNG bei Xiphidium (08, Fig. 12 a) eine ganz identische Fom des Monosoms auf diesem Stadium abbildet.

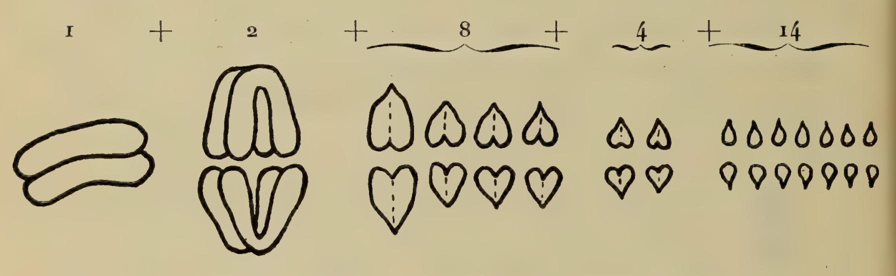
TEXTFIG. G, — MC. CLUNG'S Fig. 12 a : The accessory chromosome in telophase of the first spermatocyte, *Xiphidium fasciatum*.

Bei Mc. CLUNG heisst es (08, S. 258) : « There is evident at this period a marked separation of the chromatids of this element » (d. h. das Monosom in der Telophase der ersten Reifungsteilung) « usually more prominently at the ends, while at the center they remain in contact. The result is to produce a structure that looks like two U's with their rounded ends in contact. A careful study shows that this is merely an apparent condition ».

Betrachten wir jetzt diese Beobachtung im Licht unserer Auffassung der Rolle des Insertionspunktes für die Autosomenformen der Anaphase und der späteren Stadien, so erreichen wir ein Resultat, das für die alte Frage, ob die Spindelstrahlen nur Kraftlinien oder ob sie von substantieller Natur sind, von Bedeutung ist. *An einer Stelle — und nur an einer — bleiben die längsgespaltenen Teile, sowohl die der Autosomen wie die des Monosoms fortwährend vereint, nämlich da, wo die Zugfaser während des Teilungsvorgangs inseriert hat. Der Schluss, dass die Zugfaser selbst aus einer*

klebrigen Substanz besteht, und dass es diese Substanz ist, welche die erwähnte Verbindung verursacht, scheint uns unter diesen Verhältnissen wohl begründet zu sein.

Indem wir jetzt unsere Schilderung der ersten Reifungsteilung abschliessen, wollen wir zuletzt nochmals darauf aufmerksam machen, wie schön unsere Befunde hier mit den Chromosomenverhältnissen der Spermatogonien übereinstimmen. Wir haben in Textfig. H sämtliche Anaphasenchromosomen in einem Schema wiedergegeben, um es mit dem Spermatogonienschema S. 614, Textfig. B, vergleichen zu können.



TEXTFIG. H. — Schema der Anaphasenchromosomen der I Reifungsteilung bei Locusta.

Wir sehen, dass wir, nachdem die bivalenten Metaphasenchromosomen sich jetzt geteilt haben, genau die Zahl der Spermatogonienchromosomen wiederfinden, und wie die relativen Grössenverhältnisse ganz denjenigen der Spermatogonienchromosomen entsprechen. Dies Verhalten geht übrigens klar aus einem Vergleich unserer Fig. 60, Taf. XXII, mit der Fig. 186 a, b, Taf. XXIV, hervor. In Fig. 186 b ist das eine mittelgrosse Chromosom links von der Seite gesehen, scheint deshalb etwas kleiner als in Wirklichkeit der Fall ist. Wir betonen, dass Fig. 186 noch ehe wir Spermatogonienmitosen fixiert hatten, gezeichnet ist, und also als wir noch von den Grössenverhältnissen der Spermatogonienchromosomen keine Ahnung hatten.

— Wir hoffen mit hinreichender Klarheit gezeigt zu haben, dass *bei Locusta die erste Reifungsteilung*, jedenfalls was die grössten und deshalb für dir Untersuchung am zugänglich-

sten Chromosomen anlangt, *eine wahre Reduktionsteilung ist.* Wir haben gesehen, wie die parallel konjugierten Chromosomen während des Spaltungsstadiums wieder voneinander der Länge nach geschieden wurden, indem sie nur an den Enden noch in Verbindung verblieben. Wir haben aus diesen Dyaden stufenweise die Ausbildung der Tetraden verfolgt und jetzt gesehen, wie die erwähnte Verbindung der beiden ursprünglichen Dyadenkomponenten in der ersten Reifeteilung definitiv gebrochen wird. *Die erste Reifungsteilung vollendet also die während des Spaltungsstadiums schon gebildete Längstrennung der früher parallel konjugierten Autosomen, ist somit, trotzdem sie als eine Querteilung der Tetraden hervortritt, als eine modifizierte Längsteilung aufzufassen.*

Das Monosom, das keinen Partner hat, wandert deshalb ungeteilt in die eine Tochterzelle über. Die Hälfte der Spermatocyten zweiter Ordnung enthält somit ein Monosom, die andere Hälfte keines.

Später, wenn wir auch die zweite Reifungsteilung beschreiben werden, werden wir in einigen Worten diese unsere Befunde betreffs des Reduktionsmodus mit denjenigen der übrigen Orthopterenforscher vergleichen. Wir werden dann sehen, dass unter ihnen Otte in einer Sonderstellung steht, indem seine Deutung mit allen den anderen im schroffsten Wiederspruch steht. Wir haben früher gezeigt (S. 689), wie dieser Verfasser eine durchaus fehlerhafte Beschreibung der Bildungsweise der Tetraden gegeben hat. In Uebereinstimmung damit heisst es jetzt (07, S. 451) : « Es werden also in der I. Reifungsteilung die Doppelfäden in der Mitte ihrer Länge quer durchgeteilt, bei den Ringfiguren in dem Punkt, in dem sich der Doppelfaden zu einem Ring umgebogen hatte. Die Doppelfäden waren entstanden durch parallele Conjugation zweier Einzelfäden. Diese beiden zu einem zweiwertigen Chromatinelement verbundenen Chromosomen bleiben zusammen ; das bivalente Chromatinelement wird nun quer halbiert. »

Indem wir uns auf unsere Beschreibung beziehen, werden wir hier, nur um den Gehalt der Untersuchung Otte's auf

diesem Punkt zu illustrieren, erwähnen, dass er z. B. das grosse Kreuz der Anaphase, das doch jeden, welcher nur den flüchtigsten Blick auf die Bilder der ersten Reifungsteilung wirft, frappieren muss, völlig übersehen hat. Es wird weder im Texte mit einem Wort erwähnt noch in einer einzigen Zeichnung wiedergegeben.

Bezeichnend ist auch seine Aüsserung über das accessorische Chromosom (07, S. 452) : « Bei der Ausbildung der Spindel ist es manchmal nicht möglich es unter den übrigen Chromosomen zu erkennen ». Das wahre Verhalten ist umgekehrt : das Monosom ist während der ganzen ersten Reifeteilung wie bei der übrigen Entwicklung immer leicht und sicher zu erkennen.

Dass er auch 16 + 1 Chromosomen in der Aquatorialplatte zählt, übereinstimmend mit seinem Fund : 32 + 1 bei den Spermatogonien, kann uns unter diesen Umständen nicht verwundern.

Wir wollen zuletzt auch hier zu einer Vergleichung unserer Bilder mit den Zeichnungen Davis von *Steiroxys trilineata* auffordern (08, Fig. 189-190). Wie für die Spermatogonien, so gilt es auch von den Bildern der ersten Reifeteilung, dass sie den Locustabildern sehr ähnlich sind. In der Aequatorialplatte begegnen wir genau derselben Chromosomenzahl, und, was noch sonderbarer ist, auch die relativen Grössenverhältnisse der Autosomen scheinen sich beinahe ganz wie bei Locusta zu verhalten.

b) Das Verhalten des Nucleolus, des Cytoplasmas und der plasmatischen Differenzierungen während der Reifungsteilungen.

Wir müssen hier mit einigen Worten die Entwicklung dieser Bildungen, die wir nach dem Doppelbügelstadium nicht erwähnt haben, nachholen. Der *Nucleolus* ist immer in den Zellen zu erkennen. Seine Färbbarkeit nimmt aber deutlich nach und nach ab, um gegen die Metaphase der I. Reifungsteilung so schwach zu werden, dass wir hier nicht länger diese Bildung wahrnehmen können. Nach der Metaphase der ersten Reifungsteilung können wir einen Nucleolus in den

Zellen nicht länger finden. Das ganze Verhalten geht aus unseren Zeichnungen hervor. Man sieht den Nucleolus in den Fig. 113, 151 b, 152 b, Taf. XXIII, Fig. 173 a, 175 b, Taf. XXIV.

Das *Cytoplasma* selbst bietet vom Doppelbügelstadium bis auf die Metaphase der ersten Reifunsgteilung keine Züge von besonderem Interesse. Zu dieser Zeit aber, sieht man, dass *kleine Cytoplasmakugeln sich frei um die beiden Zellpole herumlagern.* Diese Kugeln werden während der Ana- und Telophase zahlreicher um zuletzt alle Spalten zwischen den Zellen aufzufüllen, (Fig. 179 a, b, 181 a, 186 b, Taf. XXIV).

Der Prozess ist offenbar derselbe, welcher von VEJDOVSKY bei anderen Orthopteren beschrieben worden ist. VEJDOVSKY deutet ihn als eine « Diminution des Cytoplasmas » und beschreibt bei den Reifungsteilungen von Decticus « wirklich pseudopodienartige Läppchen an den Polen der Teilungsfigur » (11-12, S. 63). Wir vermögen über die Bildungsweise der freien Cytoplasmakugeln keine sichere Aufschlüsse zu bringen, da wir nicht der Frage eine eingehendere Untersuchung gewidmet haben.

Wir bemerken nur, dass wir eine Zelle vorgefunden haben (Fig. 180, Taf. XXIV), in welcher der Pol in einen feinen Faden herausläuft. Der fadenförmige Ausläufer steht nicht, soweit man es sehen vermag, mit dem Centrosom in Verbindung, kann also nicht als ein Achsenfaden aufgefasst werden, — Vgl. das bekannte Verhalten in den Spermatocyten der Lepidopteren (MEVES, HENNEGUY).

Das Bild, das wir in der Fig. 180 wiedergegeben haben, beruht sicherlich nicht auf einem Zufall. Dieser Zellpol liegt ganz frei in der Cyste, ohne mit anderen Zellen in Verbindung zu sein. Der Ausläufer ist deshalb sehr klar erkennbar. Vielleicht darf er auf irgend eine Weise mit dem Bildungsmechanismus der Cytoplasmakugeln in Verbindung stehen.

Wir fügen hinzu, dass auch bei Locusta eine ganz ähnliche Cytoplasmaabstossung bei der zweiten Reifungsteilung stattfindet.

Von den *Centren* erwähnen wir nur, dass sie in der ersten Reifeteilung oft schon während der Metaphase und der Ana-

phase deutlich geteilt sind (Fig. 179 a, Taf. XXIV 188 b, Taf. XXV). Während der Interkinese haben wir sie nicht wahrnehmen können. In der zweiten Reifungsteilung verhalten sie sich auf gewöhnliche Weise.

Die Beobachtungen, die wir über das früher beschriebene *Nebenkörperchen* nach dem Doppelbügelstadium gemacht haben, stimmen doch einmal mit der Beschreibung Otte's (07, S. 478) in der Hauptsache überein. Zwar haben wir keine solche Ringe, welche er beschreibt, gesehen, haben aber auch keine eigenen Mitochondrienfärbungen vorgenommen.

Wie er haben wir aber beobachtet, dass der ganze Körper sich « in der Länge streckt », und wie es sich oft « der Kernmemembran dicht an » legt (Fig. 125, Taf. XXIII). Darauf zerfällt er in eine Anzahl geschiedener, ungleich grosser Brocken und Stücken, die sich mit Lichtgrün färben. (Fig. 176, 177, Taf. XXIV). Diese werden in der ersten Reifungsteilung ohne bestimmte Regel auf die beiden Tochterzellen verteilt. In der Interkinese und während der zweiten Reifeteilung ist ihr Verhalten in nach Hermann fixierten Präparaten schwer zu verfolgen. Erst in den jungen Spermatiden sammeln sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach wieder zu einem wohl definierten rundlichen Körper an.

Wir verliessen im Doppelbügelstadium den *Spindelrest* als einen runden Körper an dem Pol der Zelle. Wir können ihn ferner leicht recht spät in der Prophase der ersten Reifungsteilung verfolgen, (Fig. 173 b, 175 a, Taf. XXIV), dann aber verschwindet er. Wir machen auf die schöne strahlenbündelförmigen Spindelreste der Telophasen der beiden Reifungsteilungen mit ihren charakteristischen Zwischenplatten (Fig. 194, 213, 214, Taf. XXV) aufmerksam. In den jungen Spermatiden sammelt sich wieder der Spindelrest zu einem wohl definierten, runden, homogenen Körper.

3. Die Spermatocyten II Ordnung. Die Interkinese.

Autosomen. — Die verschiedenen Phasen der ersten Reifungsteilung folgen offenbar sehr schnell aufeinander. Meta-

und Anaphasenbilder können z.B. in derselben Cyste gefunden werden, obwohl immer Zellen in einem dieser Stadien in einer Cyste an Zahl überwiegen. Nachdem aber die Chromosomen in den früher geschilderten Zustand der späteren Telophase eingetreten sind, scheinen sie eine — obwohl nicht lange — Zeit in diesem zu verweilen.

Man sieht jetzt leicht, dass die Zellen in zwei Gruppen : die, welche ein Monosom enthalten und die ohne ein solches, zu teilen sind.

Indem der Abbruch des Spindelrestes die völlig hergestellte Scheidung der Tochterzellen markiert, erleiden die Chromosomen charakteristische Veränderungen. Die früher beschriebenen Ausläufer zwischen den einzelnen Autosomen schwinden, und gleichzeitig löst sich das Hohlkugelarrangement wieder auf.

Das Resultat wird, dass die einzelnen Chromatinindividuen frei im Zellinneren liegen. Und jetzt gelingt es leicht die frühere Anaphasenform der Chromosomen wieder zu erkennen. Die Konsistenz ist zwar eine andere. Die Autosomen sind gelockert und ihre Oberfläche zeigt das wohlbekannte haarige Aussehen. Die Grundform ist aber dieselbe.

In der Fig. 196, Taf. XXV, haben wir zwei Nachbarzellen dieses Stadiums gezeichnet. In beiden Zellen sehen wir deutlich das grosse, kreuzförmige Chromosom. Wir sehen, wie das Chromatin in unregelmässiger Weise den vier Beinen des Kreuzes entlang angesammelt ist, und wie die Kreuzenden dicker sind, während sie gegen den Gipfelpunkt rasch schmäler werden. In Fig. 197-199 haben wir einige solche Kreuze aus nach FLEMMING fixiertem Material wiedergegeben. Sie sind hier stärker kontrahiert und zeigen eine etwas weniger haarige Oberfläche.

Die kleineren Chromosomen, die eine ähnliche Konsistenzveränderung erlitten haben, zeigen sich als undeutlich V-förmige Doppelbildungen mit dicken Enden und einer schmalen Scheitelpartie, die dem Insertionspunkt der Zugfaser entspricht (Fig. 200, 201, a).

Da Bonnevie (08, S. 494) in der Interkinese bei Amphiuma eine Spiralstruktur der Chromosomen beschrieben hat, haben wir der Anordnung des Chromatins die grösste Aufmerksamkeit gewidmet. Als Resultat unserer Untersuchung geht hervor, das eine solche Spiralstruktur während Interkinese in unserem Material ganz und gar ausgeschlossen ist.

Otte giebt (07, Fig. 55 und Fig. 56) zwei Zeichnungen, die offenbar nach ähnlichen Bildern wie den unsrigen gezeichnet sind. Er ist aber (Fig. 56) nur auf die *zwei* Beine des grossen Kreuzes aufmerksam gewesen, was sich ja leicht erklären lässt durch die Art wie der Schnitt getroffen hat. Ferner beschreibt er eine Doppelung der von ihm gezeichneten V-förmigen Figuren. Das letzte macht auch Vejdovsky (11-12, S. 67) bei Decticus nach Brasilingefärbten Präparaten. Bei Locusta beruht jedenfalls diese Meinung auf einem Beobachtungsfehler. Bei keiner unserer Färbungen sieht man die Spur einer solchen Doppelung, und die unregelmässige Längslichtung, die in einzelnen stark abdifferenzierten Präparaten hie und da wahrzunehmen ist, ist nur auf den aufgelockerten Zustand des Chromatins zurückzuführen.

Während der Interkinese nimmt die Zelle etwas an Grösse zu. Dass dies Stadium gewöhnlich eine Weile dauert, geht aus dem Umstand hervor, dass wir relativ zahlreiche Cysten vorfinden, die mit Interkinesezellen gefüllt sind. Wir können deshalb nicht die Aussage Otte's, dass diese Zellen « recht selten » sind, bestätigen (07, S. 455). Auch Vejdovsky hat (11-12, S. 67) die Richtigkeit dieser Bemerkung Otte's bezweifelt.

Es ist aber sicher, wie Otte sagt, « dass die Pause zwischen den Reifungsteilungen verschieden lang sein kann ». « So kommt es vor, dass in einer Cyste Telophasen der 1. Reifungsteilung sind und Metaphasen der 2. ». Das letzte Verhalten hatten wir niemals in unserem im Herbst fixierten Material gesehen, und wir waren deshalb dazu geneigt, dies zu bezweifeln. Später, als wir im Frühling neues Material fixierten, kamen uns aber nicht ganz selten solche Bilder zum

Vorschein. Dass der Teilungsvorgang der Zellen im Frühling schneller verläuft ist ja ganz natürlich. Immer waren aber auch in diesen Cysten typische Interkinesebilder vorhanden, und dass bisweilen, wie OTTE sagt, die 2. Reifungsteilung direkt, « ohne Uebergange » (07, S. 454) auf die I. folgt, können wir nicht bestätigen.

Das Monosom.—Von dem Monosom ist während der Interkinese wenig zu berichten. Sein Aussehen erleidet während dieser Periode keine Veränderung und es ist in der Hälfte der Zellen zu jeder Zeit durch seine Doppelstabform und seine glatte Oberfläche leicht zu erkennen (Fig. 196, 201, b, Taf. XXV).

4. DIE ZWEITE REIFUNGSTEILUNG.

Prophase. — Ein sicheres Zeichen darauf, dass sich die zweite Reifungsteilung nähert, haben wir darin, dass sich die Autosomen stark kontrahieren und wieder eine glatte Oberfläche bekommen (Fig. 202-204, 205 a, b). Dies geschieht, wenn sie noch zerstreut im Zellinneren liegen.

Die Form der einzelnen Chromosomen lässt sich jetzt leicht studieren. Das grosse Kreuz und das längsgespaltene Monosom beherrschen das Bild. Die mittelgrossen, V-förmigen Autosomen haben ein Aussehen angenommen, das dem der Telophasenchromosomen der ersten Reifeteilung sehr ähnlich ist.

Indem sich jetzt die Zentralspindel bildet, ordnen sich die Chromosomen in der Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung.

Metaphase. — Das Kreuz stellt sich in die Peripherie der Aequatorialplatte mit dem Gipfelpunkt gegen das Centrum der Zelle ein (Fig. 206, 207, Taf. XXV). Jetzt lässt sich der ursprüngliche Aufbau desselben aus zwei am Scheitel verbundenen V-en, die durch die Längsspaltung des Halbringes in der Anaphase der ersten Reifungsteilung hervorgegangen sind, wieder klar erkennen.

Die V-förmigen Chromosomen haben sich indessen mehr ausgerichtet so dass der Winkel zwischen den Beinen des V sich 180° nähert, und indem die Kontraktion ihren Höhepunkt erreicht, stellen sie sich als die wohlbekannten « dumbells » in der Teilungsebene ein. Die Längsachse der Doppelbildung fällt in der Richtung der Centralspindel. Der Punkt, wo die zwei Teile der Doppelbildung miteinander verbunden sind, ist derselbe wo in der Anaphase der 1. Reifungsteilung die Zugfaser inserierte. Diese « dumbell »-Form haben jetzt sämmtliche Autosomen, mit Ausnahme des grossen, angenommen.

In der Hälfte der Zellen finden wir das *Monosom* immer an der Peripherie der Aequatorialplatte als zwei etwas gebogene, parallele Stäbchen. Der Spalt zwischen den beiden Stäbchen ist sehr deutlich, und fällt immer mit dem Aequatorialplan der Zelle zusammen (Fig. 206, oben, Fig. 209, links).

Die Aequatorialplatten der 2. Reifungsteilung, von oben gesehen, bieten einen ausgezeichneten Anlass, unsere früheren Zählungen zu kontrollieren. Je nachdem sie ein Monosom enthalten oder nicht, zählen wir leicht 14 + 1 (Fig. 206) bzw. 14 Chromosomen (Fig. 207).

Von den Chromosomen erkennen wir leicht das Kreuz, das bei hoher Einstellung das Bild eines Bügels zeigt, indem wir nur die zwei Beine sehen. Bei tieferer Einstellung sieht man auch die beiden anderen Beine (Fig. 206). In den Zellen, die das Monosom enthalten (Fig. 206), zeigt sich dies als ein etwas gebogener Doppelstab : Auch hier zeichnen sich unter den kleineren Chromosomen bei günstig getroffenen Zellen vier durch ihre Grösse von den übrigen aus.

Das Grössenverhältniss, wie auch die Chromosomenzahl, lässt sich übrigens auch gut in der Fig. 208 a, b, Taf. XXV, studieren, wo die Zelle von der Seite gesehen ist; Fig. 208 zeigt eine Zelle ohne Monosom, Fig. 209 den Anschnitt einer Zelle mit einem solchen, links.

Anaphase. — Wie die Chromosomenhälften während der

Anaphase voneinander gezogen werden, geht aus der Fig. 210 a, b, hervor. Von Interesse ist es nur zu bemerken, das in dem grossen Chromosom nicht selten erst die Mittenpartien der Tochterchromosomen auseinander gezogen werden. Wie in der 1. Reifungsteilung sieht man auch hier während der Anaphase feine Lininfäden, die die zusammengehörigen Spaltteile miteinander verbinden.

Das *Monosom* verhält sich ganz wie ein jedes Chromosom, das eine Teilung erleidet. Um dies Verhalten zu demonstrieren haben wir hier hauptsächlich nur solche Zellen zum Zeichnen gewählt, die das Monosom enthalten. Seine Teilung geht in der Regel synchron mit denen der Autosomen einher. Indem die Spaltteile gegen den Pol gezogen werden, werden sie nach und nach mehr bügelförmig.

Telophase. — Während der Telophase sammeln sich wieder die Chromosomen in einer rosettenähnlichen Anordnung (Fig. 212, Taf. XXV), die in einer Hälfte der Zellen *zwei* grosse V-förmige Chromosomen, in der anderen nur *ein* solches aufweist, je nachdem die Mutterzelle ein Heterochromosom enthalten hat oder nicht.

Jetzt erleiden die Autosomen wieder eine Veränderung wie diejenige, die wir während der Telophase der 1. Reifungsteilung beschrieben haben. Sie lockern sich und werden in einer hohlkugelähnlichen Bildung angesammelt. Diese Veränderung geht sehr schnell, denn Zellen, die dies Aussehen zeigen, werden in Cysten gefunden, die gleichzeitig frühe Anaphasen der 2. Reifungsteilung enthalten.

Nur ein Chromosom erleidet keine Veränderung. Es ist das *Monosom*, das wieder an der Peripherie der Autosomenkugel liegt. Es hat bald seine frühere Telophasenkrümmung etwas ausgerichtet und ist als ein glatter, in der Mitte etwas schmälerer Stab bei der Hälfte der Zellen leicht zu erkennen und von den Autosomen deutlich isoliert. Das Vorhandensein oder der Mangel des Heterochromosoms teilt also die jungen Spermatiden in zwei verschiedene gleich zahlreiche

Zellengruppen, deren Aussehen wir in Fig. 213 und Fig. 214, Taf. XXV, wiedergegeben haben.

Wir haben also gesehen, dass die zweite Reifungsteilung prinzipiell eine ganz reguläre Längsteilung ist, nur in dem Sinne modifiziert, dass der Anfang der Teilung der Chromosomen schon in der Prophase der ersten Reifungsteilung sich spüren lässt. In der Telophase derselben werden die beiden Teilhälften voneinander der Länge nach gespaltet, indem sie nur an einer Stelle, da wo die Zugfaser inseriert, noch in Verbindung bleiben. Diese letzte Verbindung ist es, welche in der zweiten Reifungsteilung gebrochen wird. Die hier gegebene Darstellung gilt sowohl für die Autosomen wie in ganz ähnlicher Weise für das Monosom.

Wir haben jetzt das Verhalten des Chromatins von den primären Spermatogonien bis zu den jungen Spermatiden verfolgt, und wir betrachten hiermit die Aufgabe, die wir uns gestellt haben, als gelöst. Zum letzten Male müssen wir hier unsere Beobachtungen mit OTTE's Beschreibung vergleichen. Von dieser ist kurz und gut zu sagen, dass sie, was die zweite Reifungsteilung betrifft, noch irrtümlicher ist als die Schilderung der 1. Reifungsteilung. Wir wollen nur folgendes citieren:

« In den Spermatocyten 2. Ordnung entstehen durch Streckung und Umbiegung der Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung wieder Doppelringe und Tetraden. In der 2. Reifungsteilung werden die Chromosomen wieder quer geteilt wie in der 1. Teilung. In der 2. Reifungsteilung wird das accessorische Chromosom quer geteilt in dem Punkt in dem sich der Faden umgebogen hatte » (07, S. 509). S. 457 heisst es : « Die kleinen Chromosomen zeigen in der Metaphase der 2. Reifungsteilung oft recht deutlich ihre Tetradenform. Die Tetraden sind genaue, nur verkleinerte Ebenbilder der Tetraden der 1. Reifungsteilung. Es werden also in der 2. Reifungsteilung die Doppelfäden quer halbiert. Die ind en Synapsis conjugierten Chromosomen bleiben zusammen. »

Diese Proben dürfen hinreichend sein. Sie können nur als Phantasieprodukte charakterisiert werden. Die einzige

Entschuldigung für den Verfasser finden wir in der Aussage (07, S. 457) « Ich möchte erwähnen, dass die meisten Metaphasen und namentlich die Anaphasen zu einem Klumpen verdichtet sind und so einem Studium unzugänglich sind. »

Wir lieben nicht, wie dies so oft von den Spermatogenesenforschern gemacht worden ist, wenn man zu anderen Resultaten als denen eines anderen Forschers kommt, diesem eine missgelungene Fixierung seiner Präparate vorzuwerfen. In diesem Fall dürfte wohl jedoch ein solcher Vorwurf seine Berechtigung haben. Es ist aber bedauernswert, dass ein Forscher, der offenbar mit so missgelungenem Material gearbeitet hat, nichtsdestoweniger ohne jeden Vorbehalt Beschreibungen giebt und auf Basis falscher Beobachtungen unbedingte Schlüsse zieht, welche die schon im reichlichen Grade existierende Verwirrung zu vermehren beitragen. Dass Otte's Arbeit wirklich auch dies gemacht hat, haben wir während unseres Literaturstudiums die beste Gelengenheit zu konstatieren gehabt.

Wir schliessen hier unsere Kritik der Arbeit Otte's *ab, in der Hoffnung gezeigt zu haben, dass diese so gut wie in allen prinzipiell wichtigen Punkten, was die Samenreifung anlangt, Beschreibungen bringt, welche mit den thatsächlichen Verhälnissen im schroffsten Wiederspruch stehen.*

5. Das Reduktionsschema bei *Locusta viridissima* im Lichte der uebrigen Orthopterenliteratur.

Fassen wir jetzt unsere Reifungsteilungsfunde zusammen, sehen wir, dass das Reduktionsschema bei Locusta mit den beiden von uns beschriebenen Längsteilungen, deren die erste eine Reduktionsteilung ist, mit dem S. 699 erwähnten Vorbehalt, unter dem von Grégoire in folgender Weise charakterisierten Typus einzuordnen ist : *Préréduction hétérohoméotypique* — und zwar *préparée par une pseudo-réduction prophasique par parasyndèse ou zygoténie.*

Wie steht nun dieses Resultat, wenn wir es im Lichte der

Orthopterenliteratur sehen ? Für diese gilt es wahrhaftig, was VEJODSKY in folgender Weise ausdrückt (11-12, S. 71) : « Es giebt beinahe soviel verschiedene Resultate und Anschaungen, als es Autoren giebt, die sich mit dem Reduktionsproblem befasst haben ».

Um Klarheit in diese Verwirrung zu bringen ist zunächst, wie wir gezeigt haben, notwendig OTTE's Deutung auszuschliessen. Er steht bis jetzt mit seinen beiden Querteilungen in der Literatur ganz allein. Auch müssen wir dazu berechtigt sein von einigen älteren Untersuchungen abzusehen (WILCOX 95, 96, VOM RATH 92, 95). Sie müssen wohl — ihre übrigen Verdienste ungeschmälert — jetzt als veraltet angesehen werden, indem sie offenbar mit zu kleiner Vergrösserung und wenig entwickelter Technik ausgeführt worden sind.

In einer Sonderstellung stehen ferner Mc. CLUNG und seine Schule, welche die erste Reifungsteilung als eine Längsteilung auffassen, während sie der zweiten die Rolle einer Querteilung, und zwar einer Reduktionsteilung, zuschreiben. Diese Deutung ist von der Beschreibung der Einstellung der Tetraden in der 1. Reifungsteilung abzuleiten. An diese Deutung Mc. CLUNG's schliesst sich auch GRANATA (10).

Uebrig bleibt jetzt die bei weitem grösste Anzahl der Orthopterenarbeiten, die die 1. Reifungsteilung als eine Reduktionsteilung, die zweite als eine Aequationsteilung beschreiben.

Hier nennen wir erst die Arbeiten von FARMER and MOORE (05), BRUNELLI (09, 10, 11) und MEEK (11), die eine solche Deutung geben, ohne zur Konjugationsfrage eine klare Stellung zu nehmen.

Die übrigen Arbeiten können wieder zwanglos in zwei grosse Gruppen eingeordnet werden.

In die erste Gruppe sind alle die Forscher einzureihen, welche eine End-to-end-Konjugation der Chromosomen vertreten : MONTGOMERY (05), STEVENS (05, 10), WASSILIEFF (07), ZWEIGER (07) DAVIS (08), BUCHNER (09).

Die zweite Gruppe bilden die Forscher, welche mehr oder

weniger klar eine Deutung wie die in dieser Arbeit gegebene zugestehen bzw. annehmen, je nachdem sie eine parallele Konjugation der Chromosomen mit grösserer oder wenigerer Sicherheit beobachtet haben.

Als der erste, welche zwei Längsteilungen beschrieben hat muss hier DE SINÉTY (01) erwähnt werden. Da er aber eine Längsspaltung und nicht eine Chromosomenkonjugation beschrieben hat, kommt er in eine Sonderstellung, indem er in keiner der beiden Teilungen eine Reduktionsteilung sieht.

Was die übrigen Forscher dieser Gruppe betrifft, haben wir früher ihre Stellung zur Frage der parallelen Konjugation ausführlich geprüft, und werden deshalb nicht darauf zurückkommen. Wir konstatieren nur, dass die Zahl dieser Forscher sich in den späteren Jahren merkbar vermehrt hat. Als Autoren, die zu dieser Gruppe hinzurechnen sind, nennen wir MORSE (09) GÉRARD (09) Artrom (09) und STEVENS (12).

Nachdem MONTGOMERY selbst (1911) zu den Anhängern der parallelen Konjugation übergegangen ist (vgl. S. 656), ist wohl die endgültige Versöhnung dieser beiden mit so grossem Eifer verfochtenen Richtungen nahe vorstehend. Schon früher ist von verschiedenen Verfassern, wie von GRÉGOIRE und jetzt von MONTGOMERY selbst, darauf aufmerksam gemacht, wie diese beiden Auschauungsweisen zum selben Endresultat leiten. Auch die Forscher, welche eine parallele Konjugation verfechten, beschreiben ja in der Prophase der 1. Reifungsteilung Bilder, die als eine end-to-end Anordnung der jetzt wieder getrennten Kopulanten aufgefasst werden dürfen Die Fehler der Forscher, welche eine End-to-end-Konjugation verfochten haben, liegt wie MONTGOMERY gesteht darin, dass sie aus diesen Prophasenbildern auch zu einer derartigen *Entstehungsweise* der Bilder teoretisch geschlossen und dadurch die parallele Konjugation, die vorangeht, übersehen haben. — Siehe auch VEJDOVSKY's Aeusserung (11-12, S. 146) « Die sogenannte endweise Konjugation MONTGOMERY's ist daher als ein Endstadium der längsgespaltenen Mixochromosomen zu deuten, welches mit

der « Kopulation » der spermatogonialen Chromosomen nichts zu thun haben kann. »

Welche Bedeutung eine solche Versöhnung, die sich gewiss für die Orthopterenspermiogenese voraussagen lässt, für die Lösung der Streitfrage in der Spermatogenesenforschung im allgemeinen hat, liegt auf der Hand. Trotz der grossen Gleichartigkeit der Zellenbilder bei dieser so oft untersuchten Familie, haben nichtsdestoweniger, wie wir gesehen haben, die Arbeiten alle Streitfragen der Spermatologie treu abgespiegelt.

Eine letzte Arbeit muss endlich in Zusammenhang mit den hier zu der letzten Gruppe hingerechneten gesehen werden, nämlich die Abhandlung Vejdovsky's (11-12). Dieser Verfasser beschreibt bei den von ihm untersuchten Orthopteren eine parallele « Kopulation » der Chromosomen, welche von zwei Längsteilungen gefolgt ist. Für ihn ist aber *keine* der Teilungen eine Reduktionsteilung, indem « die Zahlenreduktion nach der Längskopulation je zweier homologer Chromosomen zu einem Mixochromosom erfolgt » (11-12, S. 72). Wir haben früher (S. 678) die Grunde dargelegt, die uns bei Locusta zwingen, von einer solchen Bildung eines « Mixochromosoms » Abstand zu nehmen.

Betrachten wir endlich das Verhalten des Monosoms während der Reifungsperiode, erhält die in dieser Arbeit gegebene Auffassung eine letzte und sehr wertvolle Stütze, Wir lassen eine solche Untersuchung in dem nächsten Kapitel folgen.

VI. Zusammenfassende Uebersicht über die Reifungsperiode. Zum Chromosomencharakter des Heterochromosoms.

Bei unserer Beschreibung des Monosoms in den *Spermatogonien* haben wir konstatiert, dass es sich prinzipiell durchaus so wie die Autosomen verhält. Zwar nimmt es einen isolierteren Platz in der Zelle ein, zeigt auch bei genauerem Studium kleine Eigenthümlichkeiten, die bewirken, dass wir es zu

jeder Zeit erkennen können. Es teilt sich aber in genau derselben Weise wie die Autosomen und macht dieselben aüsserst charakteristischen morphologischen Veränderungen während der Prophase der sekundären Spermatogonienteilungen durch.

Ferner haben wir gesehen, dass das Monosom während der Teilungen *somatischer Zellen* ganz und gar den Autosomen ähnlich ist, so ähnlich, dass nur spezielle Formenverhältnisse der Chromosomen bei Locusta in Verbindung mit der Unpaarigkeit des Monosoms überhaupt seine Existenz während der Teilungen zu konstatieren gestattet.

In den jungen *Spermatocyten* geht es aber seinen eigenen Weg und erleidet Formveränderungen, die von denen der Autosomen aüsserst verschieden sind.

Uebersehen wir aber die ganze Entwicklung der Spermatocyten, werden wir bald darüber klar, dass dieser scheinbar absolute Unterschied nur ein relativer ist. Das Monosom unterliegt denselben Gesetzen wie die Autosomen, und die Verschiedenheiten zwischen den beiden lassen sich auf das Verhalten zurückführen, dass das Heterochromosom keinen Partner hat, mit welchem es — wie die Autosomen es tun — die Verbindungen eingehen kann, welche zur Reduktion der Autosomenzahl führen.

Um die Richtigkeit dieser Behauptung zu zeigen, werden wir unsere Spermatocytenbeobachtungen in ein Schema sammeln, indem wir die Entwicklung des grossen hufeisenförmigen Autosomenpaares, eines stäbchenförmigen Autosomenpaares und die des Monosoms neben einander stellen.

Was geht aus diesem Schema hervor ? Selbstverständlich dasselbe, was wir schon beschrieben haben. Aber eine solche Zusammenstellung erleichtert den Ueberblick und lässt die strenge Gesetzmässigkeit der Prozesse klar und überzeugend hervortreten.

Wir sehen (Textfig. J, II), dass, wenn die Autosomen die Form der dünnen Bügel darstellen, das Monosom eine charakteristische plumpe Hufeisenform zeigt. Indem jetzt die

	Autosomen	Monosom		Autosomen	Monosom
I Metaphasenchromosomen der sek. Spermatogonien			VII Metaphase der 1 Reifungsteilung.		
II Stadium der dünnen Bügel			VIII Anaphase der 1 Reifungsteilung.		
III Parallele Konjugation			IX Interkinese		
IV Doppelbügelstadium			X Prophase der 2 Reifungsteilung		
V Spaltungsstadium			XI Metaphase der 2 Reifungsteilung		
VI Frühe Prophase der 1 Reifungsteilung.			XII Anaphase der 2 Reifungsteilung		

TEXTFIG. I. — Schema der Chromatinreifung bei *Locusta viridissima*. Die Entwicklung des V- förmigen und eines stäbchenförmigen Autosomenpaares sammt diejenige des Monosoms. I, Spermatogonienchromosomen. II-XII, Spermatocytenchromosomen.

Autosomenenden von den Centren angezogen werden und die Bügel parallel konjugieren (III), werden auch die Monosomenenden an den Pol herangezogen, was zu der Konflexion des Heterochromosoms leitet.

Während des Doppelbügelstadiums (IV) verweilen die parallel konjugierten, homologen Autosomen miteinander dicht verbunden. Dasselbe gilt für die beiden Schenkel des Monosoms.

Indem die Autosomen in dem Spaltungsstadium wieder voneinander geschieden werden (V), werden auch die Beine des Monosomenbügels wieder frei.

Zu derselben Zeit, wo (VI) die beiden Dyadenkomponenten, also die beiden wieder geschiedenen Konjuganten, jeder einen beginnenden Längsspalt zeigen, denselben, welcher in der zweiten Reifungsteilung zur definitiven Teilung führt, entdecken wir auch im Monosom das erste Entstehen eines Längsspaltes, welcher in der zweiten Maturationsteilung auch das Monosom der Länge nach teilt.

Sowohl in den Autosomen wie im Monosom wird dieser Spalt während der starken Kontraktion in der späteren Prophase und in der Metaphase (VII) der 1. Reifungsteilung einstweilen verdeckt.

In der ersten Reifungsteilung scheiden die beiden früher konjugierten Autosomen voneinander (VIII). Das Monosom, das keinen Partner hat, geht in eine der Tochterzellen über.

In der Telophase der ersten Reifungsteilung kommt sowohl in den Autosomen wie in dem Monosom der frühere Längsspalt wieder zum Vorschein. Er bricht durch, und die beiden Spalthälften bleiben nur an einer Stelle, da wo die Zugfaser inserierte, noch in Verbindung. Dies gilt sowohl von den Autosomen wie von dem Monosom.

Während der Interkinese (IX) bleiben die beiden in dieser Weise geteilten Tochterchromosomen fortwährend an dieser Stelle vereinigt. Sowohl die Autosomen, wie das Monosom folgen diesem Gesetz.

In der zweiten Reifeteilung wird sowohl in den Autosomen wie im Monosom diese letzte Verbindung gebrochen (XI, XII).

Es geht also mit grösster Klarheit hervor, dass das Monosom der Spermatocyten ganz densel ben Gesetzen unterworfen ist wie die Autosomen. Und werfen wir jetzt einen Blick auf sein Verhalten in den somatischen Zellen, in den Spermatogonien und in den Spermatocyten zurück, *scheint es uns unwidersprechlich bewiesen, dass das Monosom ein wahres Chromosom ist,* mit den essentiellen Charakterzügen eines Chromosoms.

Noch eine Stütze, und zwar eine sehr wichtige, finden wir bei dem Studium der Heterochromosomen der weiblichen Geschlechtszellen Locustas. Hier wo sie paarig vorhanden sind, verhalten sie sich genau wie die Autosomen. Siehe in dieser Beziehung S. 731.

Alle Theorien über eine andere Natur des Monosoms stehen mit unseren Beobachtungen in Widerspruch. Mit Nucleolen bietet es keine Aehnlichkeitspunkte, wenn wir von gewissen Konsistenzverhältnissen absehen, die in einzelnen Stadien bei flüchtiger Betrachtung eine solche Aehnlichkeit vortäuschen können.

Es zeigt ferner durchaus keine Zeichen einer Degeneration. Von PAULMIER'S (99) und MONTGOMERY'S Meinung, dass die Heterochromosomen « Chromosomes on the way to disappearence » sind (05, S. 198), müssen wir deshalb bestimmt Abstand nehmen.

Ebenso bringen uns unsere Untersuchungen zu direkt entgegengesetzten Resultaten von denen GOLDSCHMIDT'S, besonders von BUCHNER verfochtenen, dass diese Bildungen von trophischer Natur sind.

Ist es aber bewiesen, dass sie wahre Chromosomen sind, so ist das Vorhandensein eines Monosoms in den Geschlechtszellen für die alte Frage, ob die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung ist oder nicht, von grosser und entscheidender Bedeutung. Die Natur hat uns selbst ein Mittel in die Hand

gegeben, um die Richtigkeit der aus morphologischen Beobachtungen gewonnenen Schlüsse zu kontrollieren. *Wir haben in der Entwicklungsreihe der Geschlechtszellen ein Chromosom vorhanden, dass kraft seiner Unpaarigkeit nicht reduziert werden kann, mit anderen Worten ein Indikator, den man sich nicht besser wünschen kann, um über das Wesen der Mitosen, die es passiert, unterrichtet zu werden. Dies Chromosom geht alle Teilungen der Geschlechtszellen durch, es wird in allen der Länge nach geteilt — eine einzige ausgenommen, nämlich die erste Reifungsteilung. In dieser verhält es sich genau auf die einzige Weise, welche überhaupt denkbar ist, wenn eine der Teilungen eine Reduktionsteilung ist, es geht ungeteilt in die eine der Tochterzellen über.*

Dieser Beweis hat alle Merkmale eines Experiments und für dies einfache Räsonnement müssen alle Theorien, welche auf irgend eine Weise den Reduktionsteilungscharakter der ersten Reifungsteilung verneinen, fallen. *In allen Fällen, wo ein Monosom in der ersten Reifungsteilung ungeteilt in eine der Tochterzellen übergeht, ist diese Teilung jedenfalls für dies Chromosom unwidersprechlich eine Reduktionsteilung.*

Früher haben wir gesehen, wie das eingehende und lückenlose Studium der Autosomenentwicklung, was die grössten und deshalb für die Untersuchuug am geeignetsten Individuen anlangt, genau zu demselben Endergebniss leitet.

Auf Grund dieses Rässonements kommen wir deshalb zu dem Resultat, dass alle die Deutungen, die—übrigens auf sehr verschiedener Grundlage — die Sonderstellung der ersten Reifungsteilung und seinen Reduktionsteilungscharakter verneinen, nicht zutreffend sein können. Dies gilt wie bekannt u. a. von FICK (07), MEVES (07), DUESBERG (08-09) und wie wir früher erwähnt haben, VEJDOVSKY (11-12), BONNEVIE (06-08) und VON WINIWARTER und SAINMONT (09).

Die aprioristische Betrachtung, die man so geneigt ist anzustellen, dass eine solche Scheidung der — wie am häufigsten angenommen wird — väterlichen und mütterlichen Chromo-

somen, dem Verständniss der Erblichkeitsphänomene Hindernisse in den Weg legt, darf nicht auf die objektive Erkenntniss der thatsächlichen Verhältnisse einwirken. Auch haben wir gesehen, dass die beiden konjugierten homologen Chromosomen in dem Doppelbügelstadium so lange und so innig miteinander verbunden sind, dass ein « Austausch » von Eigenschaften wohl denkbar ist.

VII. Die Individualität der Chromosomen.

Es ist nicht unsere Meinung diese so oft diskutierte Frage einer eingehenden Prüfung zu unterwerfen. Dies ist schon mehrmals in der Orthopterenliteratur getan, ja das Orthopterenmaterial ist als ein für diese Frage geradezu klassisches anzusehen. Wir erinnern nur in dieser Beziehung an die Arbeiten SUTTON's (02) und BAUMGARTNER's (04).

Wir können jedoch unsere Untersuchung nicht abschliessen, ohne darauf aufmerksam zu machen, dass unsere Beobachtungen bei Locusta die Individualitätslehre im RABL-BOVERI'schen Sinne (Siehe Boveris Definition 07, S. 229) — oder wie sie von WILSON (09) mit einem besseren Ausdruck genannt worden ist: « Die Lehre von der genetischen Kontinuität der Chromosomen » — *in sehr überzeugender Weise unterstützen.*

Die Form- und Grössenverhältnisse der Chromosomen machen die Zellen bei Locusta zu einer solchen Untersuchung ausserordentlich geeignet. Unsere Resultate lassen sich in folgender Weise zusammenfassen :

Wir haben gesehen, wie die Aequatorialplatten der somatischen Zellen denen der Spermatogonien durchaus ähnlich sind. Die drei grossen hufeisenförmigen Chromosomen, von welchen eins das Monosom ist, die 8 mittelgrossen deutlich stäbchenförmigen, und die 18 kleineren haben wir in günstigen Aequatorialplatten beider Zellkathegorien klar demonstrieren können. Ferner bringen wir in Erinnerung, wie die Seriierung der Stadien von den Spermatogonien bis zum Schluss der zweiten Reifungsteilung auf keinem Punkt unter-

brochen ist, und wie wir in den sekundären Spermatogonien, dank der geschilderten für die Locustiden so charakteristischen Cystenbildung um die einzelnen Chromosomen herum, auf jedem Stadium zwischen den Teilungen der Entwicklung der grossen hufeisenförmigen Chromosomen in günstigen Zellen folgen können.

In den Spermatocyten konnten wir ferner feststellen, dass ein Paar der dünnen Bügel die anderen an Grösse weit übertrifft. Dieselben beiden Bügel bilden später eine grosse, sehr charakteristische Dyade, welche, wenn die Tetraden gebildet werden, die grosse und einzige ringförmige Tetrade der Metaphase der 1. Reifungsteilung bildet. Unter den übrigen Tetraden erkennen wir wieder — den 8 mittelgrossen stäbchenförmigen Autosomen der Spermatogonien entsprechend — 4, welche sich durch Grösse und Form auszeichnen, und deren Entwicklung wir während der ganzen Prophase folgen können. Hierauf sind wir früher ausführlich eingegangen ; wir haben auch gezeigt, wie spezielle Formeneigentümlichkeiten zu den einzelnen dieser Tetraden geknüpft sind.

Durch die beiden Reifungsteilungen haben wir endlich zu jeder Zeit das Schicksal des grossen Chromosomenpaares und, die Interkinese ausgenommen, das der 4 mittelgrossen Tetraden verfolgen können. Ferner haben wir in den Aequatorialplatten, sowohl der ersten wie auch in denen der zweiten Reifungsteilung durch charakteristische Form- und Grössenverhältnisse die Gruppierung der Individiuen konstatiert, der wir in der Formel : 1 + 1 + 4 + 2 + 7 einen Ausdruck gegeben haben, der Spermatogonienformel : 1 + 2 + 8 + 4 + 14 entsprechend.

Wenn wir endlich auf das Verhalten des Monosoms aufmerksam machen und in Erinnerung bringen, wie wir seine Entwicklung lückenlos, sowohl durch die Teilungen der Spermatogonien wie durch die der Spermatocyten verfolgt haben, kann wohl niemand verläugnen, dass unsere Beobachtungen der Lehre von der genetischen Kontinuität der Chromosomen ausserordentlich starke Stütze geben.

Bei einer Betrachtung der Orhtopterenliteratur finden wir auch, dass beinahe sämmtliche Forcher, die gründliche Untersuchungen gemacht haben, sich dieser Lehre anschliessen. Der Eindruck, welcher man während einer solchen Untersuchung von der Wahrheit dieses Gesetzes hat, ist in diesem Insektenmaterial ganz überzeugend. Im allgemeinen betrachten wir deshalb die Entscheidung dieser Frage als eine reine Frage der Günstigkeit des Materials. Und wenn Forscher, die teils mit einem ungünstigem Material gearbeitet haben, teils auf Grund rein theroretischer Spekulationen die Gültigkeit dieses Gesetzes verläugnen, halten wir eine Diskussion mit ihnen für kaum fruchtbar. Bezüglich der Stellung dieser Frage in der Literatur referieren wir FICK's Kritik (07) und die Betrachtungen DAVIS' (08, S. 140) und VEJDOVSKY's (11-12, S. 170).

Was FICK's Kritik betrifft, wird sie von WILSON (09, S. 193) in folgenden treffenden Worten charakterisiert :

« I incline to think that this sweeping judgment would have carried greater weight had Professor FICK, in certain parts of his able and valuable discussion, taken somewhat greater pains in his presentation of facts and shown a more judical temper in their analysis ».

Zuletzt wollen wir nur auf einen Punkt aufmerksam machen, welcher von Interesse ist : Wir sehen, dass nur die beiden hufeisenförmigen Chromosomen der Spermatogonien eine ringförmige Tetrade bilden, während die stäbchenförmigen Spermatogonienchromosomen zu kreuz-resp. bâtonnetförmigen Tetraden den Ursprung geben. *Vergleichende Untersuchungen an anderem Material haben uns den Eindruck gegeben*, dass dies der Ausdruck eines Gesetzes ist, m.a.W. *dass es die Form der Spermatogonienchromosomen ist, welche die Tetradenform bestimmt* und zwar in dem Sinne, dass regelmässige hufeisenförmige Spermatogonienchromosomen immer ringförmige Tetraden bilden. Stäbchenförmige Spermatogonienchromosomen geben kreuz- resp. bâtonnetförmige Tetraden, während *f*-förmige Tetraden von Chromosomen

der Spermatogonien herstammen, welche Hakenform zeigen. Wir haben keine Gelegenheit gehabt auf diesen Punkt näher einzugehen, erwähnen ihn nur, um die Aufmerksamkeit hierauf zu richten.

VIII. Anhang : Die Heterochromosomen der weiblichen Zellen und die Funktion der Heterochromosomen bei *Locusta viridissima.*

Obwohl eine Untersuchung der weiblichen Zellen ausserhalb des Rahmens liegt, den wir für unsere Arbeit gezogen haben, müssen wir jedoch einige Bemerkungen über diesen Gegenstand hinzufügen. Wir haben schon früher gezeigt, dass *die weiblichen Zellen, sowohl die somatischen* (*Fig.* 22-23, *Taf. XXI) wie die Geschlechtszellen (Fig.* 21*) bei Locusta ein grosses hufeisenförmiges Chromosom mehr als die männlichen Zellen enthalten, alles in allem also 4 solche.* Wir haben auch gezeigt, dass *die Chromosomenzahl* 30 *ist, und dass die übrigen Chromosomen ganz dieselben Form- und Grössenverhältnisse, wie die der männlichen Zellen zeigen.* Die Chromosomenformel ist hier also der Grösse nach 2 + 8 + 4 + 14 sammt den beiden restierenden hufeisenförmigen Chromosomen, die wir als Heterochromosomen auffassen.

Selbstverständlich wäre es nun von grösstem Interesse zu untersuchen, wie diese beiden äusserst charakteristischen Heterochromosomen sich in den Ovocyten verhielten. Das von uns fixierte Material war aber nicht zu einer solchen Untersuchung hinreichend. Unterdessen bekamen wir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Brachet Gelegenheit einige Präparate von Locusta- und Stenobothrusovarien aus seiner Sammlung zu studieren. Was geht jetzt aus dieser Untersuchung hervor ?

Wir müssen zuerst darauf aufmerksam machen, dass die Resultate einen vorlaüfigen Charakter haben, und dass wir sie mit jedem Vorbehalt mitteilen. Die Stadien, welche uns besonders interessierten, waren das Stadium der parallelen Konjugation und das Doppelbügelstadium. Wie verhielten

sich die beiden Heterochromosomen auf dieser Entwiklungsstufe der weiblichen Geschlechtszellen ?

Hier begegnet uns dann der interessante Umstand, dass keines der beiden Heterochromosomen zu dieser Zeit zu sehen ist. Die Zellen enthalten einen relativ grossen Nucleolus, aber Bilder, die als Heterochromosomen aufgefasst werden können, haben wir nicht konstatiert, und doch bieten die Ovocyten Bukettstadienbilder, die denen der Spermatocyten ähnlich sind.

Wenn diese Beobachtung richtig ist, ist nur eine Deutung möglich, nämlich, dass die weiblichen Heterochromosomen dieselben Veränderungen wie die Autosomen erleiden, dass sie wie diese miteinander konjugieren und einen Doppelbügel bilden, der nicht von den andern sich unterscheiden lässt.

Diese Beobachtung giebt auch den letzten und endgültigen Beweis dafür, dass die Heterochromosomen wahre Chromosomen sind, und dass die Formeigentümlichkeiten, welche das Monosom in der Spermatogenese darbietet, davon abzuleiten sind, dass es ohne Partner die Prozesse durchgehen muss, die zur Reduktion der Autosomenzahl führen.

Das Konstatieren dieses Verhältnisses der Ovocytenheterochromosomen bringt uns zwar mit BUCHNER in direktem Widerspruch. Dieser Autor hat nämlich bei *Gryllus campestris* ein Heterochromosom der weiblichen Geschlechtszellen beschrieben, das sich während des Bukettstadiums ganz wie das Monosom der Spermatocyten verhält, um sich nach der Abschliessung dieses Stadiums aufzulösen. Dies letzte Verhalten steht mit unseren Erfahrungen über das Wesen der Heterochromosomen und mit dem Vorhandensein zweier Heterochromosomen in den weiblichen somatischen Zellen in so direktem Widerspruch, dass es uns nicht wundert, dass GUTHERZ auf Grund einer Nachprüfung bei *Gryllus domesticus* konstatiert, dass der beschriebene Körper im Gryllenovar überhaupt kein Heterochromosom ist. (Leider kennen wir die Arbeit GUTHERZ' nur aus der Gegenargumentierung BUCHNER's (10)). Auch sagt VEJDOVSKY, welcher

die Ovogenese bei Diestramena untersuchte, und welcher ganz andere Bilder als Buchner gefunden hat (11-12, S. 99) : « Buchner's Angaben und bildliche Darstellung der ganzen Reifungsperiode der Grylluseier sind ganz wertlos » und S. 100 : « Die Abbildungen entsprechen ganz dieser jeden Vertrauens entbehrenden Darstellung. »

Was endlich die Beobachtung, von Winiwarter's und Saintmont's (09) über « ein unzweifelhaftes accessorisches Chromosom im Ovar der Katze » (Buchner, 09, S. 420) betrifft, ist hiervon zu sagen, dass die beiden erwähnten Verfasser sich selbst in dieser Hinsicht mit bedeutend grösserer Vorsicht ausdrücken. So heisst es bei ihnen (09, S. 214) : « nous devons avouer que cet élément que nous décrivons pour la première fois chez le chat, offre une singulière ressemblance avec l'hétéréchromosome des insectes. Evidemment, il faudrait pour conclure avec certitude, l'avoir suivi pendant la maturation ainsi que pendant les mitoses somatiques ». Von diesen Mitosen heisst es, dass sie « sont moins accessibles à l'analyse ».

Ueber die *Funktion* der Heterochromosomen bei Locusta ist schliesslich nur zu sagen, dass wir uns ganz der Theorie Wilson's anschliessen müssen. Sämmtliche weibliche Zellen mit Ausmahne der Geschlechtszellen, welche die Reduktionsteilungen durchgemacht haben, enthalten 28 + 2, sämmtlich männliche 28 + 1 Chromosomen. Die Eier entthalen alle 14 + 1 Chromosomen, welche Chromosomenzahl wir auch für die Hälfte der Spermatiden konstatiert haben, während die andere Hälfte nur 14 Chromosomen hat.

Das Schema ist jetzt ganz einfach, indem bei der Befruchtung nur zwei Möglichkeiten denkbar sind.

Entweder wird das Ei von einem Samenkörperchen, das ein Monosom enthält, befruchtet, und eine einfache Addition der Chromosomen giebt folgendes Resultat :

(14 + 1) + (14 + 1) = 28 + 2 (♀), die weibliche Chromosomenzahl — der weibliche Charakter des Individuums ist mit anderen Worten bestimmt.

Oder ein Ei wird von einem Samenkörperchen ohne Monosom befruchtet. Die Addition giebt :

(14 + 1) + 14 = 28 + 1 (♂) die männliche Chromosomenzahl, d. h. die Zellen dieses Individuums werden alle die für die männlichen Zellen charakteristische Chromosomenzahl enthalten.

Wir haben aber gezeigt, dass die Heterochromosomen bei Locusta wahre Chromosomen sind, und in Betrachtung dieses Umstandes vereinfachen sich die Gleichungen noch mehr, so dass sie folgende Form bekommen :

Ei	Samenkörperchen	
15 +	15	= 30 (♀)
15 +	14	= 29 (♂)

IX. Schluss.

Ueberblicken wir jetzt unsere Untersuchung, haben wir reichliche Gelegenheit, die Wahrheit der in der Einleitung citierten Aüsserung Davis' (08, S. 60) zu bestätigen : « There is probably no other group in which such radically opposed conclusions have been reached by different investigators ».

Wir haben aber auch gesehen, wie in wichtigen Punkten Uebereinstimmung besteht, und wir können diese Arbeit nicht abschliessen, ohne wieder zu betonen, dass es durch ein vergleichendes Studium der in der Literatur vorhandenen Beschreibungen mit Sicherheit hervorgeht, dass bei den verschiedenen Orthopteren die Bilder, die sich in den Testikeln vorfinden, im Prinzip durchaus dieselben sind, und dass die Chromatinveränderungen denselben Gesetzen folgen.

Die fehlende Uebereinstimmung der Verfasser findet teils darin seine Erklärung, dass man bei weniger günstigem Material nicht damit vorsichtig genug war, unbedingte Deutungen zu geben; teils beruht sie darauf, dass trotz des Reichtums der Orthopterenabhandlungen noch kein einziger Forscher die *ganze* Samenreifung, d. h. die ungebrochene Entwicklung

sowohl der Spermatogonien wie die der Spermatocyten bei einer Species studiert hat.

Ueberhaupt hat sich hier wie überall in der Spermatogeneseliteratur die Tendenz, unzusammenhängende Entwicklungsphasen zu untersuchen oder eine gründliche Untersuchung einer Einzelspecies durch eine weniger eingehende Bearbeitung mehrerer solchen zu ersetzen, verhängnissvoll gezeigt.

LITERATURVERZEICHNISS

A. — *Orthopterenliteratur.*

1. Artrom, C. 1909. — Cromosomi ed eterocromosoma nelle cinesi spermatogenetiche di « Stauronotus maroccanus ». Thunb. *Biologica.* Vol. II, n° 16.

2. Baumgartner, W. J. 1902. — The Spermatid Transformations of Gryllus assimilis wit special Reference to the Nebenkern. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 1, n° 1.

3. Baumgartner, W. J. 1904. — Some new Evidences for the Individuality of the Chromosomes. *Biol. Bull.*, vol. 8, n° 1.

4. Brunelli, G. 1907. — Contributo alla conoscenza della spermatogenesi negli Ortotteri. *Rendic. della R. Acad. dei Lincei.*, ser. 5, t. XVI.

5. Brunelli, G. 1909. — La spermatogenesi del « Gryllus desertus ». Pall. *R. Acad. dei Lincei,* ser. 5a, t. VII.

6. Brunelli, G. 1910. — La spermatogenese della Tryxalis. I. Divisioni spermatogoniale. *Mem. Soc. Ital. Sci.*, ser. 3a, t. XVI.

7. Brunelli, G. 1911. — La spermatogenesi della Tryxalis. II. Divisioni maturative. *R. Acad. dei Lincei*, ser. 5a, t. VIII.

8. Buchner, P. 1909. — Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 3.

9. Buchner, P. 1910. — Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 5.

10. Buchner, P. 1910. — Zur Bedeutung der Heterochromosomen. (Mit einer Erwiederung an S. Gutherz.) *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 5.

11. Carnoy, J. B. 1885. — La cytodiérèse chez les arthropodes. *La Cellule*, t. I.

12. CAROTHERS, E. E. 1913. — The Mendelian ratio in relation to orthopteran chromosomes. *Journ. of Morph.*, vol. 24, nº 4.

13. DAVIS, H. S. 1908. — Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll.*, vol. 53, nº 2.

14. ERLANGER, R. v. 1897. — Spermatogenetische Fragen III. *Zool. Zentralblatt*, Bd. 4.

15. FARMER J. and MOORE, J. E. S. 1905. — On the Maiotic Phase (Reduction Divisions) in Animals and Plants, *Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. 48, nº 4.

16. GÉRARD, P. 1909. — Recherches sur la réduction karyogamique dans la spermatogénèse de Stenobothrus biguttulus (L.) *Bull. Soc. Roy. Sci. med. nat. de Bruxelles*, nº 1.

17. GÉRARD, P. 1909. — Recherches sur la Spermatogénèse chez Stenobothrus biguttulus (LINN). *Arch. de Biol.*, t. XXIV.

18. GIGLIO-TOS, E. e GRANATA, L. 1908. — I mitocondrì nelle cellule seminali maschili di Pamphagus marmoratus. *Biologica*, vol. II, nº 4.

19. GILSON, G. 1885. — Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes. *La Cellule*, t. I.

20. GRANATA, L. 1910. — Le cinesi spermatogenetiche di Pamphagus marmoratus (BURM.). *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 5.

21. GROSS, J. 1912. — Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. *Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol.*, Bd. 32.

22. GUTHERZ, S. 1907. — Zur Kenntnis der Heterochromosomen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 69.

23. GUTHERZ. S. 1908. – Ueber Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Geschlecht. *Centralbl. f. Phys.* Bd. 22.

24. GUTHERZ, S. 1909. — Wird die Annahme einer Beziehung zwischen Heterochromosom und Geschlechtsbestimmung durch das Studium der Gryllus-Oogenese widerlegt? *Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin 1909*, nr 9.

25. GUTHERZ, S. 1909. — Weiteres zur Geschichte des Heterochromosoms von Gryllus domesticus L. *Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin 1909*, nº 7.

26. Gutherz, S. 1911. — Ueber den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung, nebst Bemerkungen zum Problem der Geschlechtsdifferenzierung *Sitsber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin* 1911.

27. Hartman, F. 1913*a*. — Variations in the size of chromosomes. *Biol. Bull.*, vol. 24, n° 4.

28. Hartman, F. 1913*b*. — Giant germ cells in the grashopper. *Biol. Bull.*, vol. 24, n° 4.

29. Jordan, H. E. 1908. — The Spermatogenesis of Aplopus Mayery. Carnegie Inst. of Washington, n° 102. Abstract in *Anat. Anz.*, Bd. 32.

30. La Valette St-George, v. 1886. — Spermatologische Beiträge 2. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 27.

31. La Valette St-George, v. 1887. — Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. *Festschrift f. Alb. Kölliker.* 1887.

32. Mc Clung, C. E. 1899. — A Peculiar Nuclear Element in the Male Reproductive Cells of Insects. *Zool. Bull.*, vol. 2.

33. Mc Clung, C. E. 1900. — The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. *Kans. Univ. Quart.*, vol. 9, n° 1.

34. Mc Clung, C. E. 1902*a*. — Notes on the Accessory Chromosome. *Anat. Anz.* Bd. 20.

35. Mc Clung, C. E. 1902*b*. — The Accessory Chromosome Sex Determinant? *Biol. Bull.*, vol. 3, n°s 1, 2.

36. Mc Clung, C. E. 1902*c*. — The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 1, n° 8.

37. Mc Clung, C. E. 1905. — The Chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. *Biol. Bull.*, vol. 9, n° 5.

38. Mc Clung, C. E. 1905. — Further Notes on the Chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. *Science*, vol. 21.

39 Mc. Clung, C. E. 1908*a*. — Cytology and Taxonomy. *Kansas Un. Sci. Bull.*, vol 4, n° 7.

40. Mc Clung, C. E. 1908. — The Spermatogenesis of Xiphidium fasciatum. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 4, n° 11.

41. Meek, C. F. U. 1911. — The Spermatogenesis of Stenobothrus viridulus, with special Reference to the Heterotropic Chromosome as Sex Determinant in Grashoppers. *Linn. Soc. Journ. Zool.*, vol. XXXII.

42. Meek, C. F. U. 1912*a*. — A Metrical Analysis of Chromosome Complexes, showing Correlation of Evolutionary

Development and Chromatin Threadwidth throughout the Animal Kingdom. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, ser. B, vol. 203.

43. MEEK, C. F. U. 1912. — The Correlation of Somatic Characters and Chromatin Rod-Lengths, being a Further Study of Chromosome Dimensions. *Linn. Soc. Journn.-Zool.*, vol. XXXII.

44. MEEK, C. T. U. 1913. — The Metaphase Spindle in the Spermatogenetic Mitoses of Forficula auricularia. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol 59, Part 2.

45. MOORE, J. E. S. and ROBINSON, L. E. 1905. — On the Behaviour of the Nucleolus in the Spermatogenesis of Periplaneta Americana. *Quart. Journ. Micr. Sci.,* vol. 48.

46. MOORE, J. E. S., and ARNOLD, G. 1906. On the Exsistence of Permanent Forms among the Chromosomes of the first Maiotic Division in certain Animals. *Proc. Roy. Soc. London*, ser. B, vol. 77.

47. MONTGOMERY, J. H. jr. 1905. — The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. *Proc. Acad. Nat. Sci., Phila.,* vol. 57.

48. MORSE, M. 1909. The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 3.

49. NOWLIN, N. 1908. — The Chromosome complex of Melanoplus bivittatus. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 4, n° 12.

50. NOWLIN, N. 1913. — Cytological Studies on femur rubrum and other Melanopli. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 6, n° 7.

51. OTTE, H. 1906. — Samenreifung und Samenbildung von Locusta viridissima. *Zool. Anz.*, Bd. 30.

52. OTTE, H. 1907. — Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. *Zool. Jahrb. Abt. für Anat. und Ontog.* Bd. 24.

53. PAYNE, F. 1912. — The Chromosomes of Gryllotalpa borealis BURM. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 9.

54. PINNEY, E. 1908. — Organization of the Chromosomes in Phrynotettix magnus. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 4, n° 14.

55. RANDOLPH, H. 1908. — On the spermatogenesis of the Earwig Anisolabis maritima. *Biol. Bull.*, vol. 15, n° 2.

56. RATH, O. VOM. 1891*a*. — Ueber die Bedeutung amitotischer Kernteilung im Hoden. *Zool. Anz.,* Bd. 14.

57. RATH, O. VOM. 1891*b*.— Ueber die Reduktion der chromatischen Elemente in der Samenbildung von Gryllotalpa. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg*, vol. 6.

58. RATH, O. VOM. 1892. — Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 40.

59. RATH, O. VOM. 1895. — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 46.

60. ROBERTSON, W. R. B. 1908. — The Chromosome complex of Syrbula admirabilis. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, vol. 4, n° 13.

61. SABATIER, A. 1890. — De la Spermatogénèse chez les Locustides. *C. R. Acad. de Sc. de Paris*, vol. 111.

62. SCHELLENBERG, A. A. 1913. — Das accessorische Chromosom in den Samenzellen der Locustide Diestramena marmorata de HAHN. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 11.

63. SCHREINER, A. und K. E. 1908. — Giebt es eine parallele Conjugation der Chromosomen? *Videnskabsselskabets skrifter, math. naturv. klasse.*

64. SIEBOLD, C. Th, v. 1845. — Ueber die Spermatozoiden der Locustinen. *Nov. Act. Ac. C. L. C. nat. curios.* XXI.

65. SINÉTY, R. DE. 1901. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. *La Cellule*, t. XIX.

66. STEVENS, N. M. 1905. — Studies on Spermatogenesis with especial Reference to the « Accessory Chromosome ». *Carnegie Inst. Washington*, Public. n° 36.

67. STEVENS, N. M. 1910. — An unequal Pair of Heterochromosomes in Forficula. *Journ. Exp. Zool.*, vol. 8, n° 2.

68. STEVENS, N. M. 1912. — Supernumerary chromosomes and Synapsis in Ceutophilus. *Biol. Bull.*, vol. 22.

69. SUTTON, W. S. 1900. — The Spermatogonial Divisions in Brachystola magna. *Kans. Univ. Quart.*, vol. 9, n° 2.

70. SUTTON, W. S. 1902. — On the Morphology of the ChromosomeGroup in Brachystola magna. *Biol. Bull.*, vol. 4, n° 1.

71. SUTTON, W. S. 1903. — The Chromosomes in Heredity. *Biol. Bull.*, vol. 4.

72. VEJDOVSKY, F. 1911-1912. — Zum Problem der Vererbungsträger. *Kgl. Böhm. Ges. der Wiss., Prag.*

73. VESELY, J. 1913. — Zur Struktur des Monosoms in der Spermatogenese der Orthopteren (Vorläufige Mitteilung). *Anat, Anz.*, Bd. 43.

74. VOINOV, D. N. 1904. — Sur une disposition spéciale de la chromatine dans la spermatogénèse du Gryllus campestris, reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogénèse. *Arch. Zool. expér. N. et R.*, série 4, t. II.

75. VOINOV, D. N. 1912. — La spermatogénèse chez Gryllotalpa vulgaris. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 72.

76. WASSILIEFF, H. 1907. — Die Spermatogenese von Blatta germanica. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 70.

77. WILCOX, E. V. 1895. — Spermatogenesis of Caloptenus femurrubrum and Cicada tibicen. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, vol. 27.

78. WILCOX, E. V. 1896. — Further Studies on the Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, vol. 29.

79. WILCOX, E. V. 1897. — Chromatic tedrads. *Anat. Anz.*, Bd. 14.

80. WILCOX, E. V. 1901. — Longitudinal and transverse division of chromosomes. *Anat. Anz.*, Bd. 19.

81. WILSON, E. B. 1911. — The Sex Chromosomes (Literarisch-kritische Rundschau). *Arch. f. mikr. Anat.*, Abt. II, Bd. 77.

82. WILSON, E. B. 1912. — Studies on Chromosomes VIII. Observations on the Maturation-Phenomena in certain Hemiptera and other Forms, with Considerations on Synapsis and Reduction. *Journ. of Exp. Zool. Columb. Univ.*, vol. 13, n° 3.

83. ZWEIGER, H. 1906*a* u. *b*. — Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. *Zool. Anz.*, Bd. 30, und *Jenaische Zeitschrift*, Bd. 42.

B. — *Andere Arbeiten, welche im Text speciel erwähnt oder citiert sind.*

84. BONNEVIE, K. 1908*a*. — Chromosomenstudien I. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 1.

85. BONNEVIE, K. 1911. — Chromosomenstudien III. Chromatinreifung in Allium cepa (♂), *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 6.

86. BONNEVIE, K. 1913. — Ueber die Struktur und Genese der Ascarischromosomen. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 9.

87. BOVERI, F. 1907. — *Zellenstudien*, Heft 6. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. Jena 1907.

88. DUESBERG, J. 1908. — Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 1.

89. DUESBERG, J. 1909. — Note complémentaire sur la spermatogénèse du Rat. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 3.

90. FOOT, K. 1898. — The Coccons and Eggs of Allolobophora fœtida. *Journ. of Morph.*, vol. 14.

91. FICK, R. 1907. — Vererbungsfragen, Reduktionshypothesen. Bastardregeln. *Ergeb. der Anat. und Entw.gesch.*, Bd. XVI, 1906.

92. GRÉGOIRE, V. 1905. — Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, I. *La Cellule*, t. XXII.

93. GRÉGOIRE, V. 1910. — Les cinèses de maturation dans les deux règnes, II. *La Cellule*, t. XXVI.

94. GRÜNBERG, K. 1903. — Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 74.

95. HENKING, H. 1891. — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apertus L. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 51.

96. JANSSENS, F. A. 1901. — La Spermatogénèse chez les Tritons. *La Cellule*, t. XIX.

97. JANSSENS. F. A. 1905. — Spermatogénèse dans les Batraciens, III. Evolution des auxocytes mâles du Batracoceps attenuatus. *La Cellule*, t. XXII.

98. KORSCHELT, E. und HEIDER, K. 1902. — Lehrbuch der verglei chenden Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. Jena, 1902.

99. Mc. GREGOR, J. H. 1899. — The Spermatogenesis of Amphiuma. *Journ. Morph.*, vol. 15, suppl.

100. MEVES, F. 1900. —Ueber den von v. la Valette St-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 56.

101. MEVES, F. 1907. — Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 70.

102. MONTGOMERY, T. H. J^r. 1901. — A Study of the Germ Cells of Metazoa. *Trans. Amer. Phil. Soc., Phila.*, vol. 20.

103. MONTGOMERY. T. H. J^r. 1901. — The Spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) Balfouri up to the Formation of the Spermatid. *Zool. Jahrb., Abth. f. Anat.*, Bd. 14.

104. MONTGOMERY, T. H. J^r 1911. — The Spermatogenesis of an Hemipteron, Euschistus. *Journ. of Morph.*, vol. 22, n° 3.

105. PAULMIER, F. C. 1899. — The Spermatogenesis of Anasa tristis. *Journ. of Morph.*, vol. 15, Suppl.

106. SCHREINER, A. und K. E. 1905*a*. — Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis, ESCHSCHOLTZ. *Arch. de Biol.*, t. XXII.

107. SCHREINER, A. und K. E. 1906 *b*. — Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (LAUR.), Spinax niger (BONAP.) und Myxine glutinosa (L.). *Arch. de Biol.*, t. XXII.

108. WILSON, E. B. 1909. — Studies on Chromosomes. V. The Chromosomes of Metapodius. A Contribution to the Hypothesis of the Genetic continuity of Chromosomes. *Journ. of Exp. Zool.*, vol. 6, n° 2.

109. WINIWARTER H. v., et SAINTMONT, G. 1909.— Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Chat). *Arch. de Biol.*, t. XXIV.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN

Sämmtliche Figuren wurden bei der gleichen Vergrösserung gezeichnet. Benutzt wurde ZEISS Apochrom. 1,5 mm., Ap. 1,3., Tubusl. 160 mm., und ZEISS Kompens. oc. 8. Die Figuren wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates (grosses Modell bei Projektion auf Arbeitstischhöhe entworfen.

Verkürzungen: H. = Fixierung in HERMANNS Flüssigkeit; F.-B. = Fixierung nach FLEMMING-BENDA; E.-H. = Eisen-Hämatoxylinfärbung.

TAFEL XXI.

A. — **Urspermatogonien und primäre Spermatogonien.**

Fig. 1-15.

Fig. 1. — Ruhende Urspermatogonie. H., E.-H.

Fig. 2-4. — Prophasenbilder solcher Zellen. H., E.-H.

Fig. 5. — Metaphase einer prim. Spermatogonie. H., E.-H.

Fig. 6. — Telophase einer prim. Spermatogonie. H., E.-H.

Fig. 7. — Rosettenzellen, prim. Spermatogonien in später Telophase. Die Chromosomen in Zustand der Auflockerung. Rechts eine Apikalzelle. H., E.-H.

Fig. 8. — Ruhende prim. Spermatogonie.

Fig. 9-15. — Prophasenbilder der primären Spermatogonien. Das Monosom rechts in Fig. 9, links in Fig. 11, oben in Fig. 13. Fig. 12 und 14 isoliert gezeichnete Monosomen. Die Entwicklung der Vesikelbildung um die Prophasenchromosomen herum, Fig. 10, 11, 13.

B. — **Ovogonie sowie männliche und weibliche somatische Zellen.**

Fig. 19-23.

Fig. 19-20. — Männliche somatische Zellen in Metaphase; Zellen von Vas deferens. F.-B., Altmannfärbung.

Fig. 21. — Ovogonie in Metaphase. F.-B., E.-H.

Fig. 22 *a*, *b* und 23. — Weibliche somatische Zellen in Metaphase ; Zellen vom Oviduct F.-B., E.-H. 22 *a*, *b* eine Zelle aus zwei Nachbarschnitten gezeichnet.

C. — Sekundäre Spermatogonien.

Fig. 16-18, 24-60,

Fig. 16. — Metaphase. Heterochromosomen unten, rechts. H., E.-H.

Fig. 17, 18. — Isoliert gezeichnete Heterochromosomen der Metaphase. H., E.-H.

Fig. 24. — Metaphase. H., E.-H.

Fig. 25. — Anaphase. H., E.-H.

Fig. 26 *a*, *b*. — Anaphase. Der Schnitt hat in den Teilungsplan getroffen. H., E.-H.

Fig. 27, 28. — Telophasen. Heterochromosom links in Fig. 28. H., E.-H.

Fig. 29, 30. — Telophasenheterochromosomen isoliert gezeichnet H., E.-H.

Fig. 31-33. — Spätere Telophasen. In Fig. 32, 33 die drei grossen hufeisenförmigen Chromosomen von welchen eins das Heterochromosom ist. H., E.-H.

Fig. 34. — Heterochromosom von einer Zelle derselben Cyste wie Fig. 33. H., E.-H.

TAFEL XXII.

Fig. 35. — Späte Telophase, die Chromosomen im höchsten Grad der Auflockerung. Heterochromosom unten. H., E.-H.

Fig. 36. — Heterochromosom von einer Zelle derselben Cyste wie Fig. 35. H., E.-H.

Fig. 37. — Die Kontraktion der Chromosomen fängt an. Heterochromosom links, zum Teil verdeckt. H., E.-H.

Fig. 38-39. — Heterochromosomen von derselben Cyste wie Fig. 37. Anfang der Spiralenbildung. H., E.-H.

Fig. 40, 41. — Weitere Entwicklung der Spiralbildung, die Heterochromosomenspirale fertiggebildet. F.-B., E.-H.

Fig. 43-45. — Isolierte Heterochromosomenspiralen von derselben Cyste wie Fig. 40. F.-B., E.-H.

Fig. 46. — Auch in den Autosomen fängt die Spiralbildung an ; rechts : Teil des schon völlig umgebildeten Monosoms. H., E.-H.

Fig. 47. — Heterochromosom von einer Zelle derselben Cyste wie Fig. 46. H., E.-H.

Fig. 48. — Teil eines Heterochromosoms aus diesem Stadium um die starke Aufquellung bei ungünstiger HERMANN-Fixierung zu zeigen. H., E.-H.

Fig. 49-51. — Die Spiralform der Chromosomen völlig ausgebildet. H., E.-H.

Fig. 52, 53. — Dasselbe nach F-B.-Fixierung. E.-H.

Fig. 54. — Die Spiralen richten sich aus. F.-B., E. H.

Fig. 55. — Grössenzunahme und Kontraktion der Chromosomen, frühe Prophase, H., E.-H.

Fig. 56. — Prophase. F.-B., E.-H.

Fig. 57, 58. — Isolierte Heterochromosomen der frühen Prophase nach F.-B.-Fixierung. E.-H.

Fig. 59. — Prophase. H., E.-H.

Fig. 60. — Metaphase einer sek. Spermatogonie, Monosom oben, rechts. H., E.-H.

B. — Bildung der dünnen Bügel. Parallele Konjugation der Autosomen. Konflexion des Heterochromosoms.

Fig. 61-95.

Fig. 61-65. — Fortlaufende Stadien der Bildung der dünnen Bügel. Heterochromosom im Cytoplasma. H., E.-H.

Fig. 66, 67. — Weitere Entwicklung. Heterochromosom an der Oberfläche des Kerns. H., E.-H.

Fig. 68-82. — Fortlaufende Stadien in der Entwicklung des Heterochromosoms, Fig. 81, 82 aus Zellen wie die in Fig. 83 abgebildete. H., E.-H.

Fig. 83. — Die dünnen Bügel fertiggebildet. Die Polarisation macht sich geltend. Unten Spindelrest und Nebenkörperchen. H., E.-H.

Fig. 84-90. — Verschiedene Stadien der parallelen Konjugation. In Fig. 88 und 90 ist die Konjugation der kleineren Bügelpaare vollendet, während das grosse Paar noch im Konjugieren begriffen ist. H., E.-H.

Fig. 91-95. — Konflexion des Heterochromosoms. H., E.-H.

TAFEL XXIII.

E. — Das Doppelbügelstadium.

Fig. 96-112.

Fig. 96-104. — Vollendung der Konflexion des Heterochromosoms. Fortlaufende Stadien. H., E.-H.

Fig. 105-110. — Doppelbügelzellen mit Spindelrest und Nebenkörperchen. 108 nach Flemming-Fixierung, die übrigen H., E.-H.

Fig. 109. — Nebenkörperchen nach H.-Fixierung. E.-H.

Fig. 111. — Dasselbe nach Flemming-Fixierung. E.-H. und Eosin.

Fig. 112. — Polteil einer Doppelbügelzelle mit Spindelrest, Nebenkörperchen und Centren. Flemming-Fixierung. E.-H. und Eosin.

F. — Spaltungsstadium und Tetradenbildung.

Fig. 113-159

Fig. 113. — Einleitung zur Spaltung. H., E.-H.

Fig. 114, 115. — Spaltung der Doppelbügel. Monosom von der Seite gesehen links in Fig. 114. H., E.-H.

Fig. 116-123. — Entwicklung des Monosoms im Spaltungsstadium. Loswerden der Monosomenenden und Wiederauftreten der Hufeisenform. H., E.-H.

Fig. 124. — Die grosse Autosomendyade, beginnende Längsspaltung der Komponenten. H., E.-H.

Fig. 125. — Zellpol mit Spindelrest, links, Nebenkörperchen sich in der Länge ausdehnend, rechts. H., E.-H. und Lichtgrün.

Fig. 126. — Späteres Spaltungsstadium. Der Kern mit unpolarisierten Antosomendyaden aufgefüllt. H., E.-H.

Fig. 127, 128. — Zwei Nachbarkerne mit der grossen Autosomendyade, welche eine beginnende Längsspaltung der Dyadenkomponenten zeigen; rechts das Monosom. H., E.-H.

Fig. 129. — Kern mit der grossen Autosomendyade. H., E.-H.

Fig. 130-143. — Dyadentypen der kleineren Autosomen in einem Stadium wie Fig. 127, 128. H., E.-H.

Fig. 144. — Dieselbe nussknackerförmige Dyade aus fünf verschiedenen Zellen derselben Cyste gezeichnet. H., E.-H.

Fig. 145. — Dieselbe aus einem nach Flemming fixierten Präparat. E.-H. und Eosin.

Fig. 146. — Eine V-förmige Dyade aus drei verschiedenen Zellen einer und derselben Cyste. Längslichtung der Dyadenkomponenten. H., E.-H.

Fig. 147-150. — Dyadentypen von einem etwas späteren Stadium. Spaltung der Dyadenkomponenten. H., E.-H.

Fig. 151 *a*, *b*. — Frühe Prophase der 1en Reifungsteilung. Ein Teil der grossen Dyade im linken, ein kleinerer Teil derselben im rechten Kernanschnitt. Rechts die ringförmige, die nussknackerförmige und die V-förmige Dyade, links das Monosom. H., E.-H.

Fig. 152 *a*, *b*. — Kern aus derselben Cyste. Links die grosse, die nussknackerförmige und die V-förmige Dyade, rechts die ringförmige sammt das Monosom. H. E.-H.

Fig. 153-157. — Die längsgespaltenen Dyadenkomponenten richten sich in der Länge, Bildung der Tetraden. H., E.-H.

Fig. 158. — Kern im Stadium der Tetradenbildung. H., E.-H.

Fig. 159. — Zellenanschnitt mit einer kreuzförmigen und einer bâtonnetförmigen Tetrade. H., E.-H.

TAFEL XXIV.

G. — Die erste Reifungsteilung.

Fig. 160-192.

Fig. 160-163. — Entwicklung des Monosoms in der Prophase der 1en Reifungsteilung. H., E.-H.

Fig. 164-165. — Das grosse ringförmige Prophasenchromosom aus der grossen Autosomendyade entwickelt. H., E.-H.

Fig. 166. — Beginnende Zerfällung des Nebenkörperchens. H., E.-H. und Lichtgrün.

Fig. 167-171. — Tetradentypen der Prophase. H., E.-H.

Fig. 172. — Prophasenzelle.

Fig. 173 *a*, *b*. — Prophasenzelle. Links das Monosom, die drei kreuzförmigen und die bâtonnetförmige Tetrade, rechts die grosse, ringförmige. H., E.-H.

Fig. 174 *a*, *b*, *c*. — Prophasenzelle. Links das Monosom und die eine kreuzförmige Tetrade, rechts die beiden anderen. In dem mittleren Zellenanschnitt die bâtonnetförmige Tetrade, teilweise von der grossen ringförmigen verdeckt. H., E.-H.

Eig. 175 *a*, *b*, *c*. — Prophasenzelle, etwas späteres Stadium. Links das Monosom und die zwei kreuzförmigen Tetraden, rechts die dritte, im mittleren Zellenanschnit die grosse, ringförmige und die bâtonnetförmige Tetrade. H., E.-H.

Fig. 176-177. — Zwei Prophasenzellen. Zerfällung des Nebenkörperchens. H., E.-H. und Lichtgrün.

Fig. 178. — Aequatorialplatte der 1en Reifungsteilung, Monosom unten, rechts. H., E.-H.

Fig. 179 *a*, *b*. — Metaphasenzelle. Cytoplasmaabstossung an den Zellpolen. Monosom rechts in *b*. H., E.-H

Fig. 180. — Metaphasenzellen. Der Zellpol läuft in eine feine, haarförmige Verlängerung aus. H., E.-H.

Fig. 181 *a*, *b*. — Anaphasenzelle. Monosom unten im rechten Zellenanschnitt. H., E.-H.

Eig. 182-185. — Teilungsbilder der kreuzförmigen Tetraden. H., E.-H.

Fig. 186 *a*, *b*. — Anaphasenzelle. Das längsgespaltene Monosom unten, links. H., E.-H.

Fig. 187. — Anaphase. Rechts Teilung des grossen Ringes mit Wiederauftreten der Längsspaltung der früheren Dyadenkomponenten. H., E.-H.

TAFEL XXV.

Fig. 188 *a*, *b*. — Anaphasenzelle. Oben, links das Monosom, rechts die beiden vom Ring entstandenen, grossen Kreuze. H., E.-H.

Fig. 189. — Anaphase. Die beiden vom Ring entstandenen grossen Kreuze. H., E.-H.

Fig. 190. — Telophase. Tochterplatte ohne Monosom, von oben gesehen ; das grosse kreuzförmige Chromosom links. H., E.-H.

Fig. 191. — Telophase. Tochterplatte mit Heterochromosom unten, links ; das grosse kreuzförmige Chromosom rechts. H., E.-H.

Fig. 192. — Telophase. H., E.-H.

H. — Interkinese.

Fig. 103-201.

Fig. 193. — Das Monosom während der Interkinese. H., E.-H.

Fig. 194. — Zellen der frühen Interkinese. Der Spindelrest verbindet noch die Tochterzellen. Das Monosom in den beiden oberen Zellen. H., E.-H.

Fig. 195, 196. — Interkinesezellen in welchen man das Monosom und das grosse Kreuz erkennen kann. H,. E.-H.

Fig. 197-199. — Das grosse Kreuz aus drei nach FLEMMING fixierten Zellen gezeichnet. E.-H.

Fig. 200. — Mittelgrosses Chromosom der Interkinese. H., E.H.

Fig. 201 *a, b*. — Interkinesezelle in einem späteren Stadium. Rechts Monosom und das grosse kreuzförmige Autosom. H. E.-H.

L. — Die zweite Reifungsteilung.

Fig. 202-214

Fig. 202-204. — Chromosomen der Prophase. H., E.-H.

Fig. 205 *a*, *b*. — Prophasenzelle. Links das grosse Kreuz, rechts das Monosom. H . E.-H.

Fig. 206. — Aequatorialplatte mit Monosom, oben. H., E.-H.

Fig. 207. — Aequatorialplatte ohne Monosom. H., E.-H.

Fig. 208 *a, b*. — Metaphasenzelle ohne Monosom. H., E.-H.

Fig. 209. — Anschnitt einer Metaphasenzelle mit Monosom. H., E.-H.

Fig. 210 *a*, *b*. — Anaphasenzelle. Teilung des Monosoms mitten im linken Zellenanschnitt, Teilung des grossen kreuzförmigen Autosoms rechts in demselben. H., E.-H.

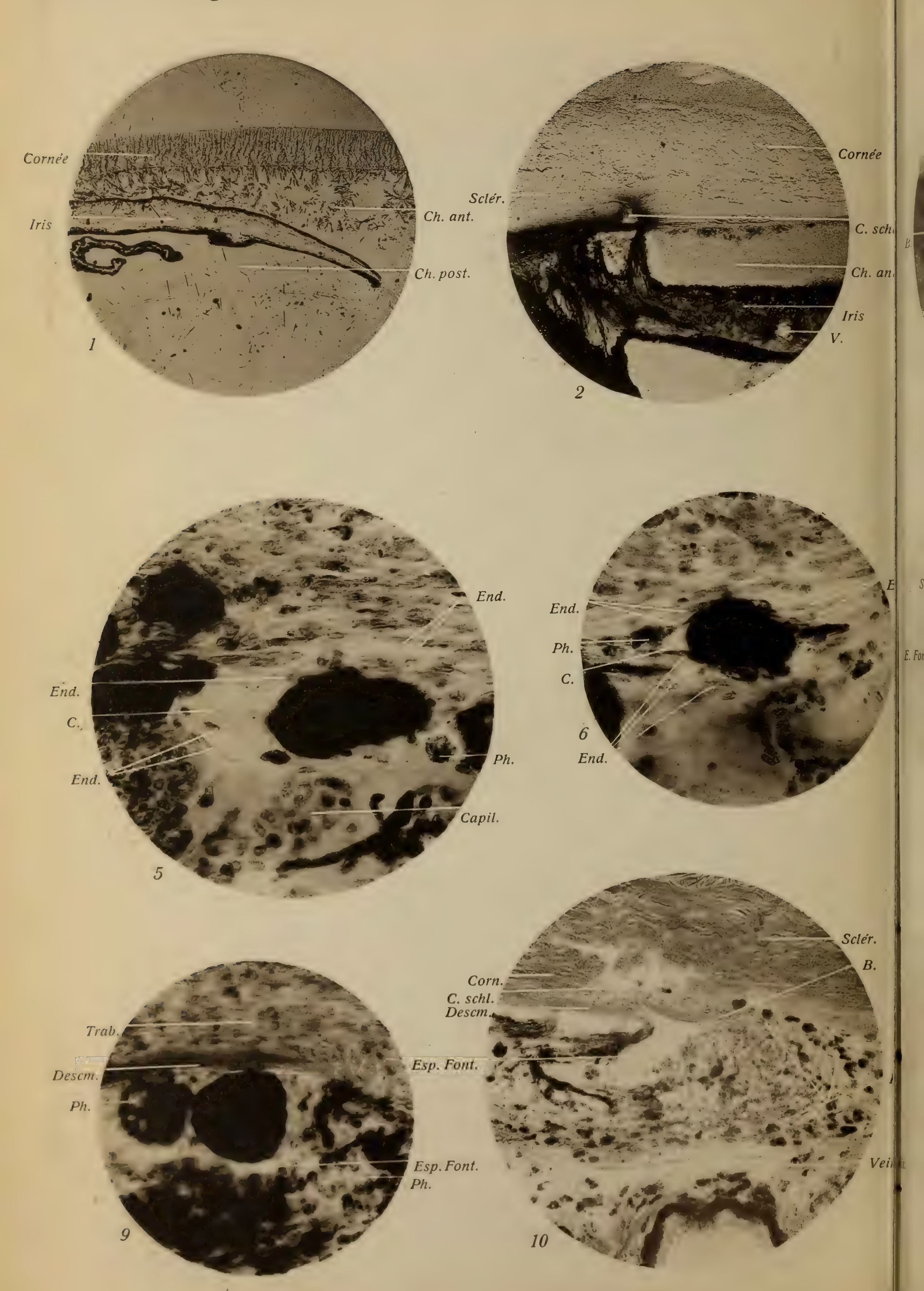
Fig. 211. — Anaphase. Links die Spaltteile des Monosoms und des grossen Kreuzes, H., E.-H.

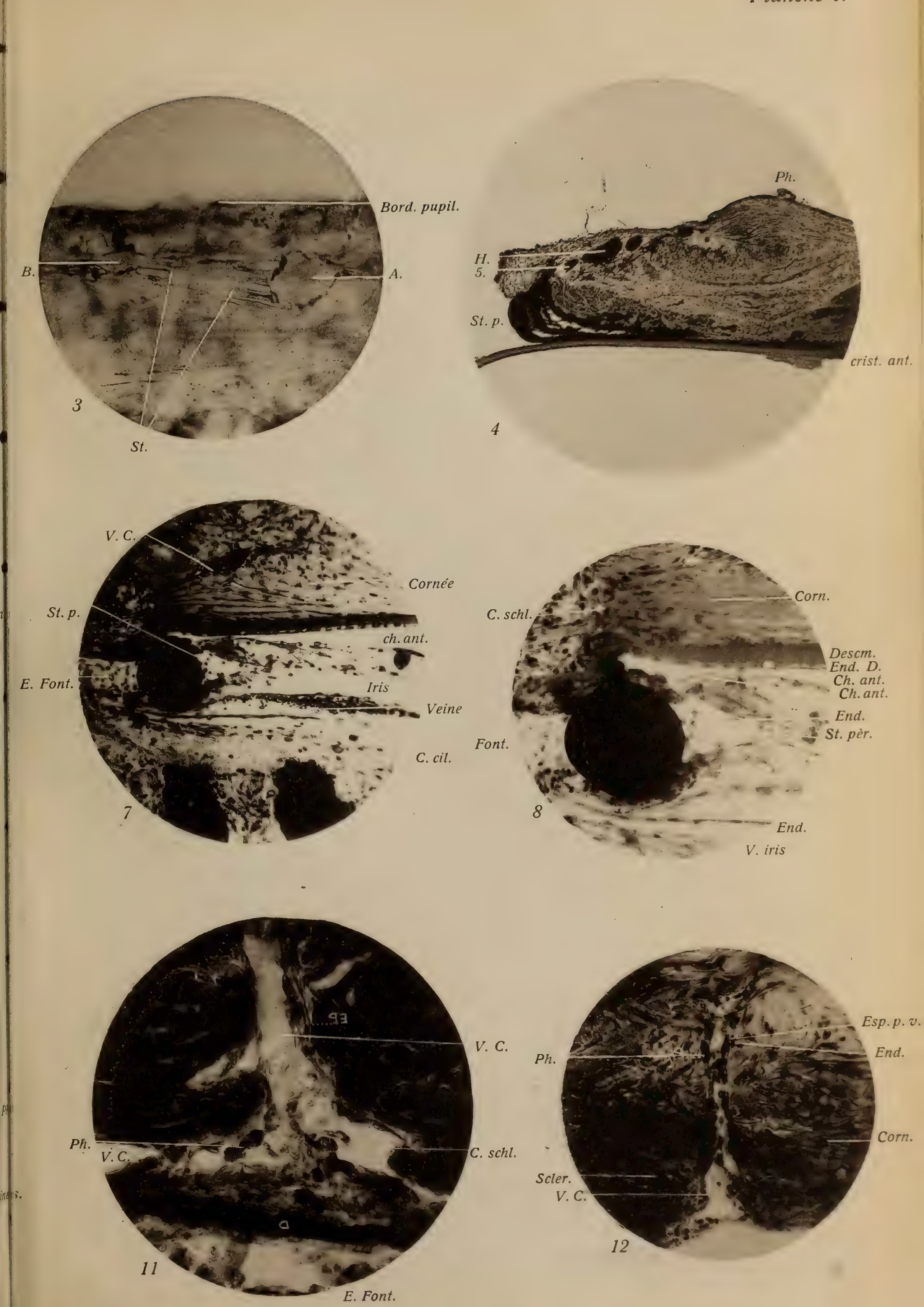
Fig. 212. — Telophasenzellen mit Monosom. H., E.-H.

Fig. 213. — Späte Telophase. Junge Spermatiden ohne Heterochromosom. H., E.-H.

Fig. 214. — Späte Telophase. Junge Spermatiden mit Heterochromosom. H., E.-H.

INHALT.


Cornée
Iris
Ch. ant.
Ch. post.
1
Cornée
Sclér.
C. sch
Ch. an
Iris
V.
2
End.
End.
C.
End.
Ph.
Capil.
5
End.
Ph.
C.
6
End.
Trab.
Descm.
Ph.
Esp. Font.
Esp. Font.
Ph.
9
Sclér.
B.
Corn.
C. schl.
Descm.
Vei
10


Bord. pupil.
B.
A.
St.
3
Ph.
H.
5.
St. p.
crist. ant.
4
V. C.
Cornée
St. p.
ch. ant.
E. Font.
Iris
Veine
C. cil.
7
Corn.
C. schl.
Descm.
End. D.
Ch. ant.
Ch. ant.
End.
St. pèr.
Font.
8
End.
V. iris
V. C.
Ph.
V. C.
C. schl.
11
E. Font.
Esp. p. v.
Ph.
End.
Corn.
Scler.
V. C.
12

v. c.
N. end.
Esp. p. v.
13

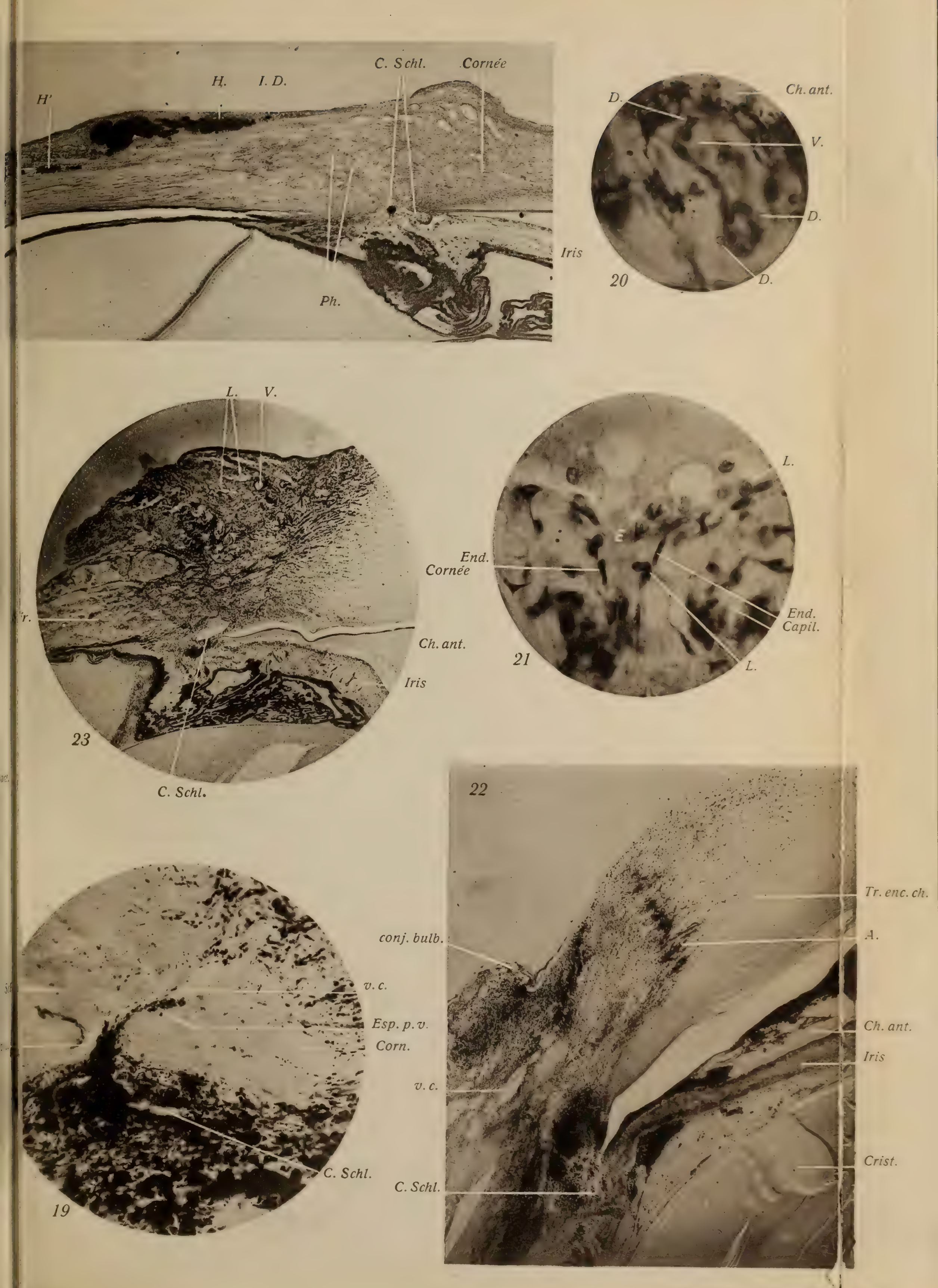
End.
v. l.
Ph.
Ph.
14
v. l.
Ph.
v. l.
v. c.
End.
End.

Lymph.
Veine
Ar.
Ar.
16

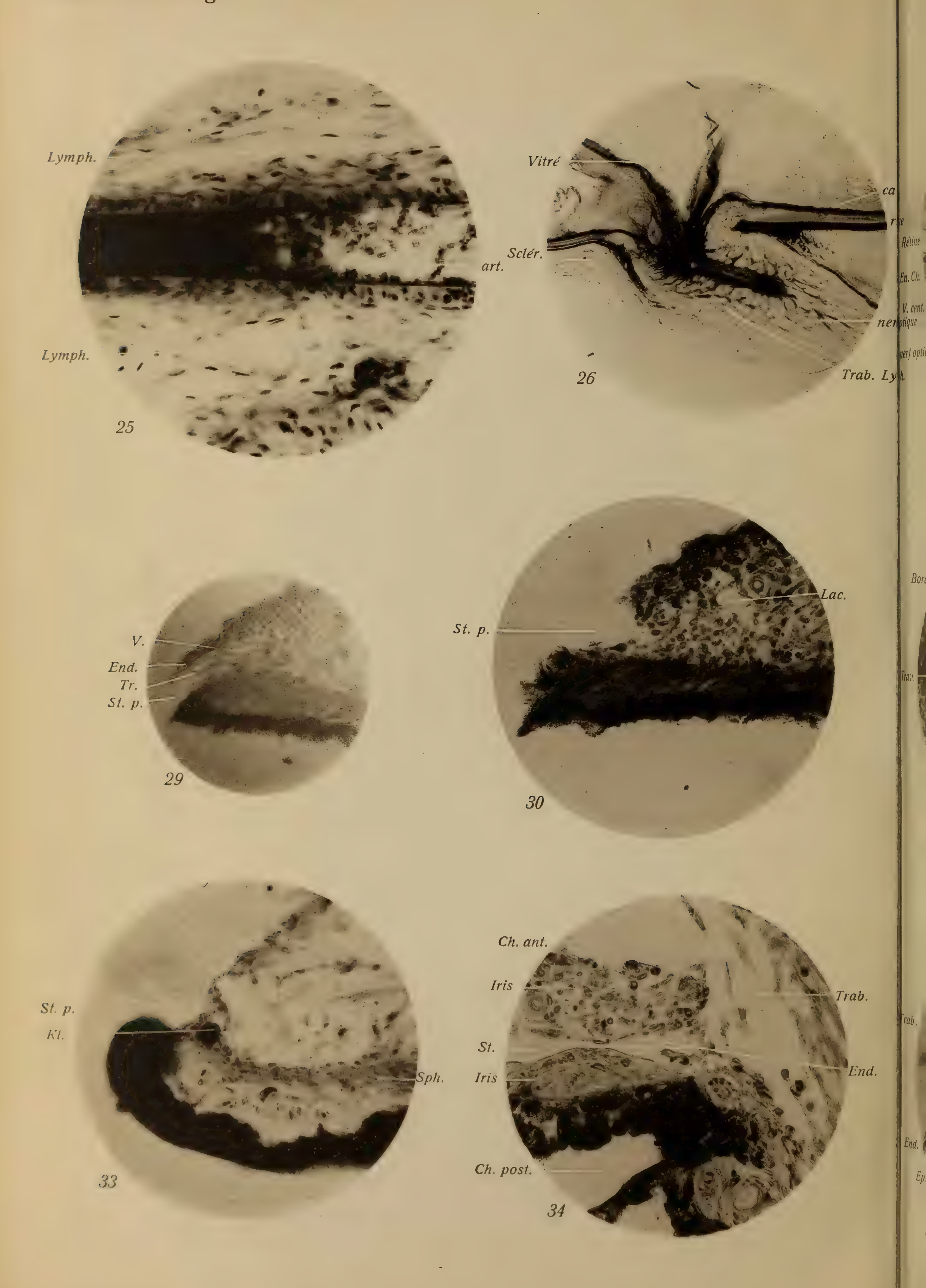
Iris
st.
crist. an
18

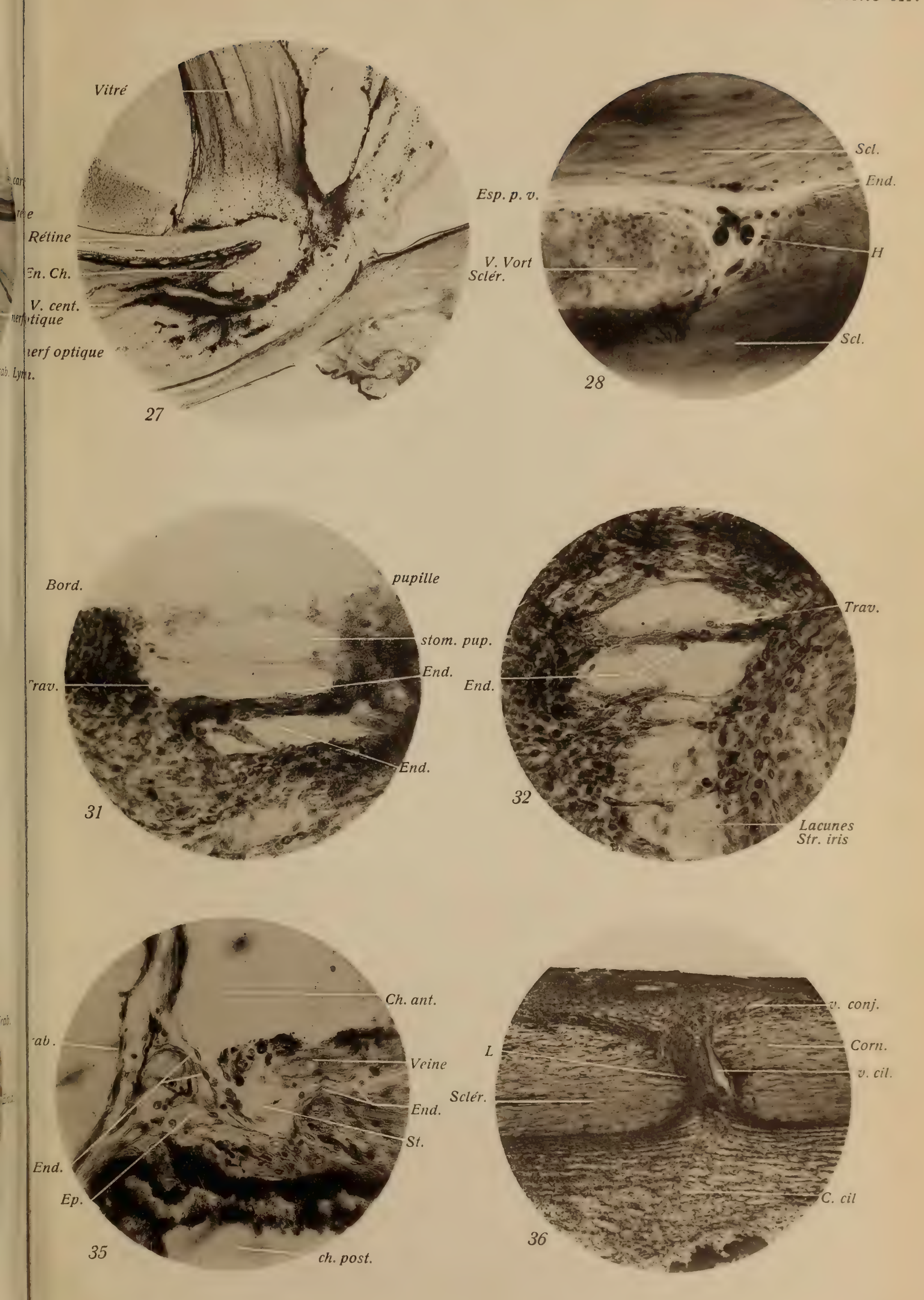
Cornée
Ch. ant.
ant. iris
Iris
Ch. post.
17

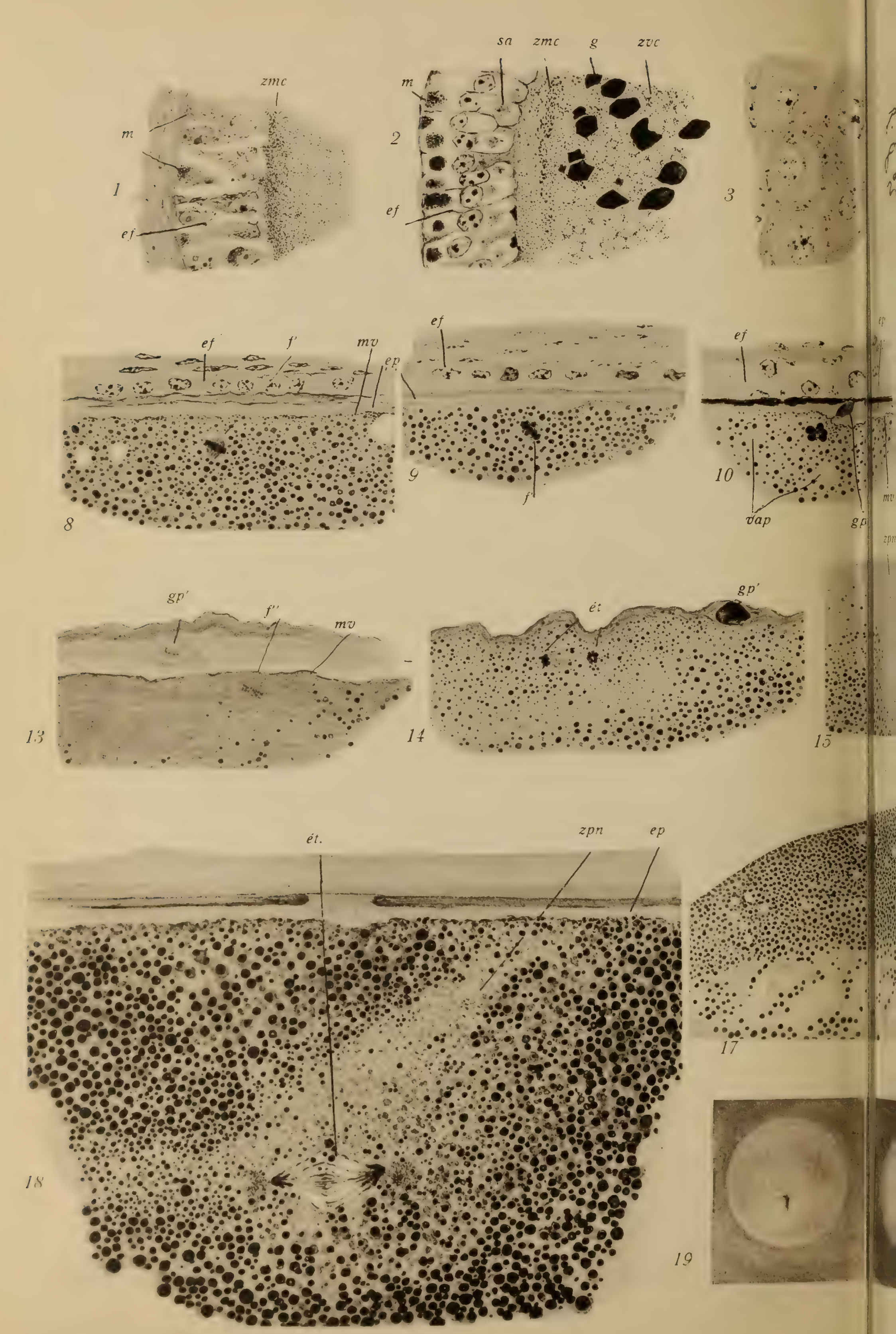
v. c.
Ph.
C. Schl.
Ph.
Ch. ant.
24
Esp. Font.



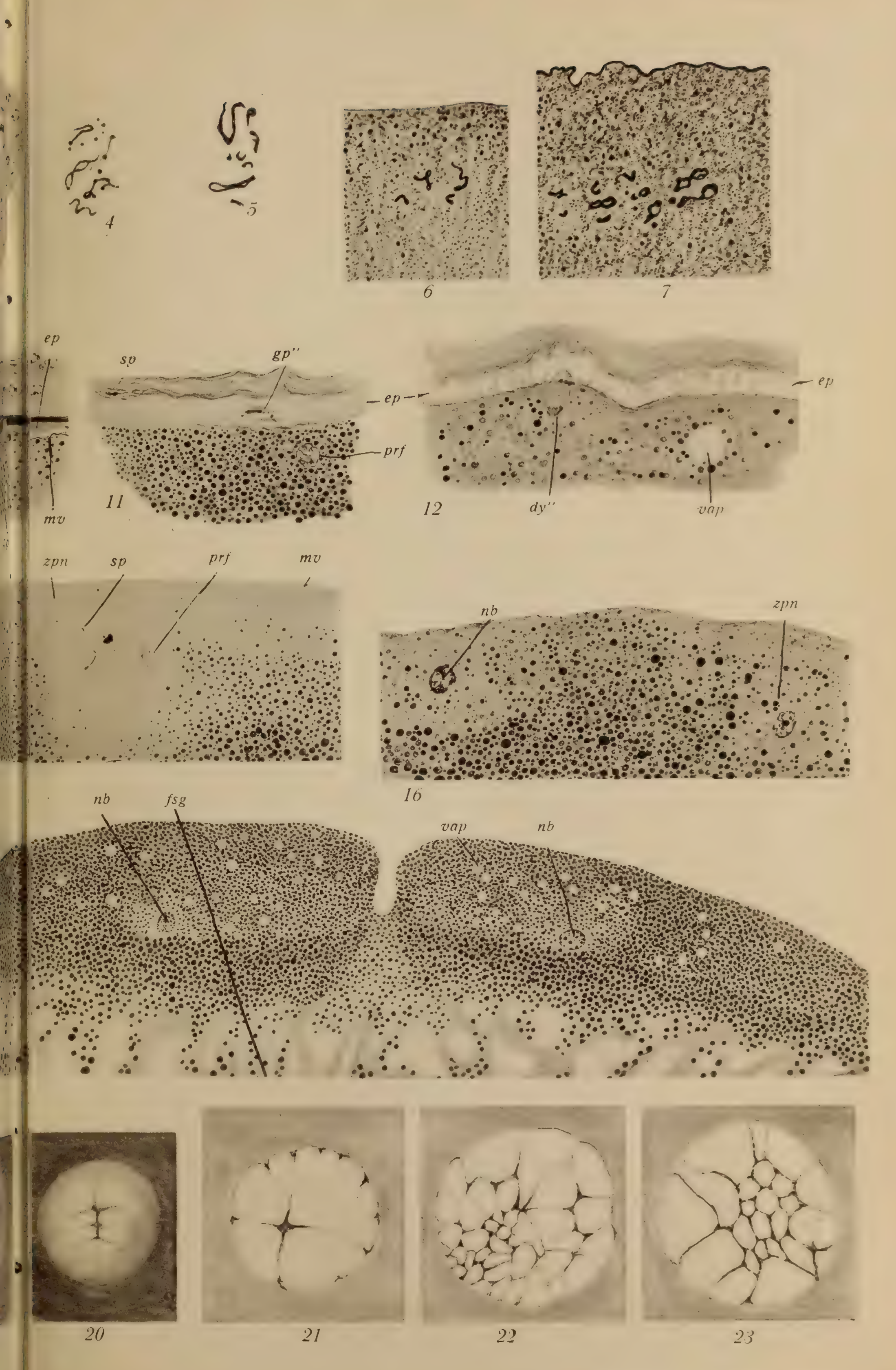
Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.


Lymph.
art.
Lymph.
25
Vitré
Sclér.
ca
r
ner
Trab. Ly
26
Rétine
En. Ch.
V. cent.
optique
nerf opti
V.
End.
Tr.
St. p.
29
St. p.
Lac.
30
St. p.
Kl.
Sph.
33
Ch. ant.
Iris
St.
Iris
Ch. post.
Trab.
End.
34
Trab.
End.


Vitré
Rétine
En. Ch.
V. cent.
nerf optique
nerf optique
Trab. Lym.
27
Scl.
End.
Esp. p. v.
H
V. Vort
Sclér.
Scl.
28
Bord.
pupille
stom. pup.
End.
Trav.
End.
31
Trav.
End.
32
Lacunes
Str. iris
Ch. ant.
Trab.
Veine
End.
St.
End.
Ep.
35
ch. post.
v. conj.
Corn.
L
v. cil.
Sclér.
C. cil
36



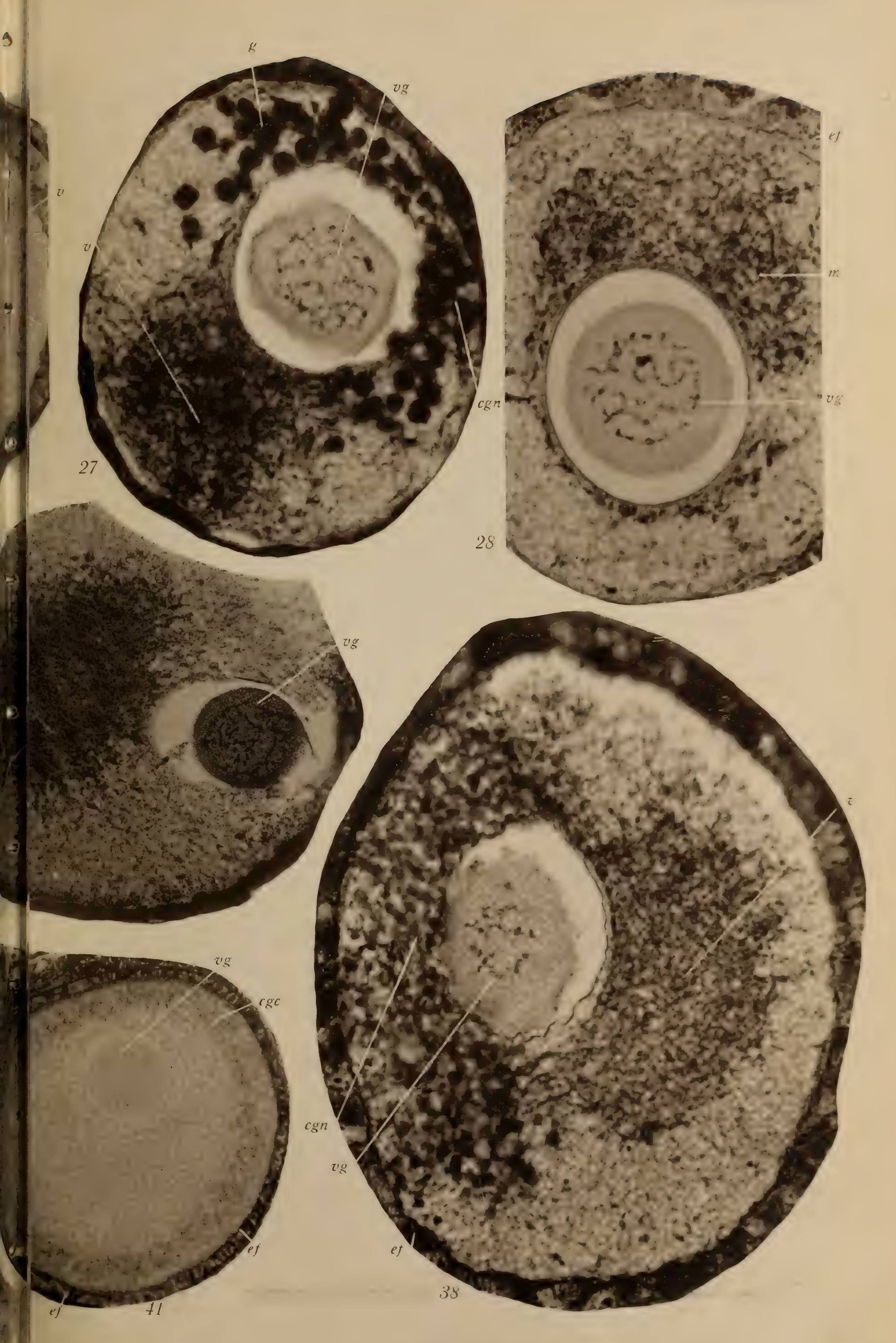
M. Van Durme, ad. nat. del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



M. Van Durme, phot



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

42 m vg

43 cnv zmc vg g zmu zmc cgc va g zvc

44 vg g zmu va

50 vg zen

51 zen zex gv ef gv zmc

52 vg zen zex ef zmc

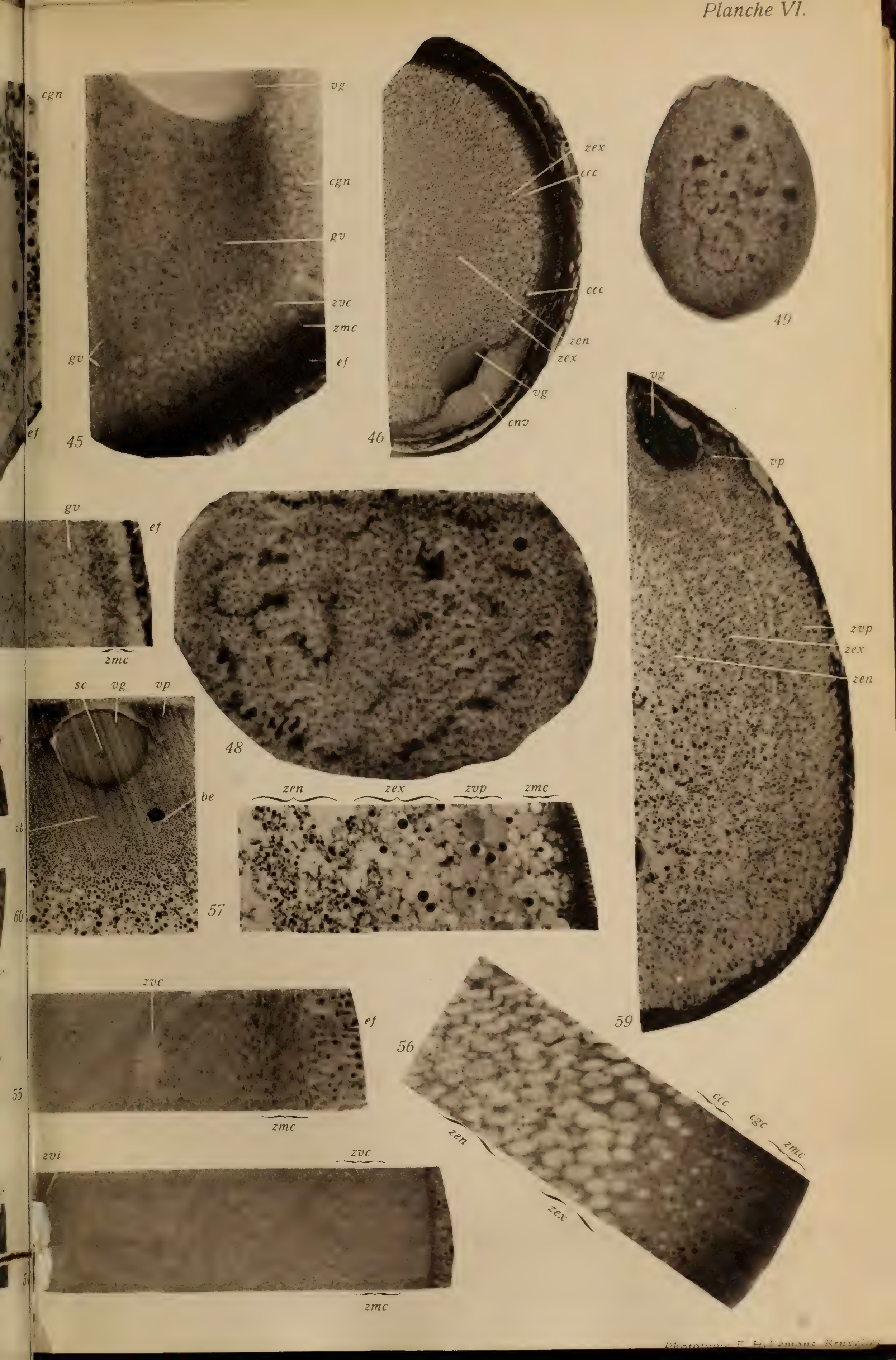
53 zen zex zvc ef cgc zmc

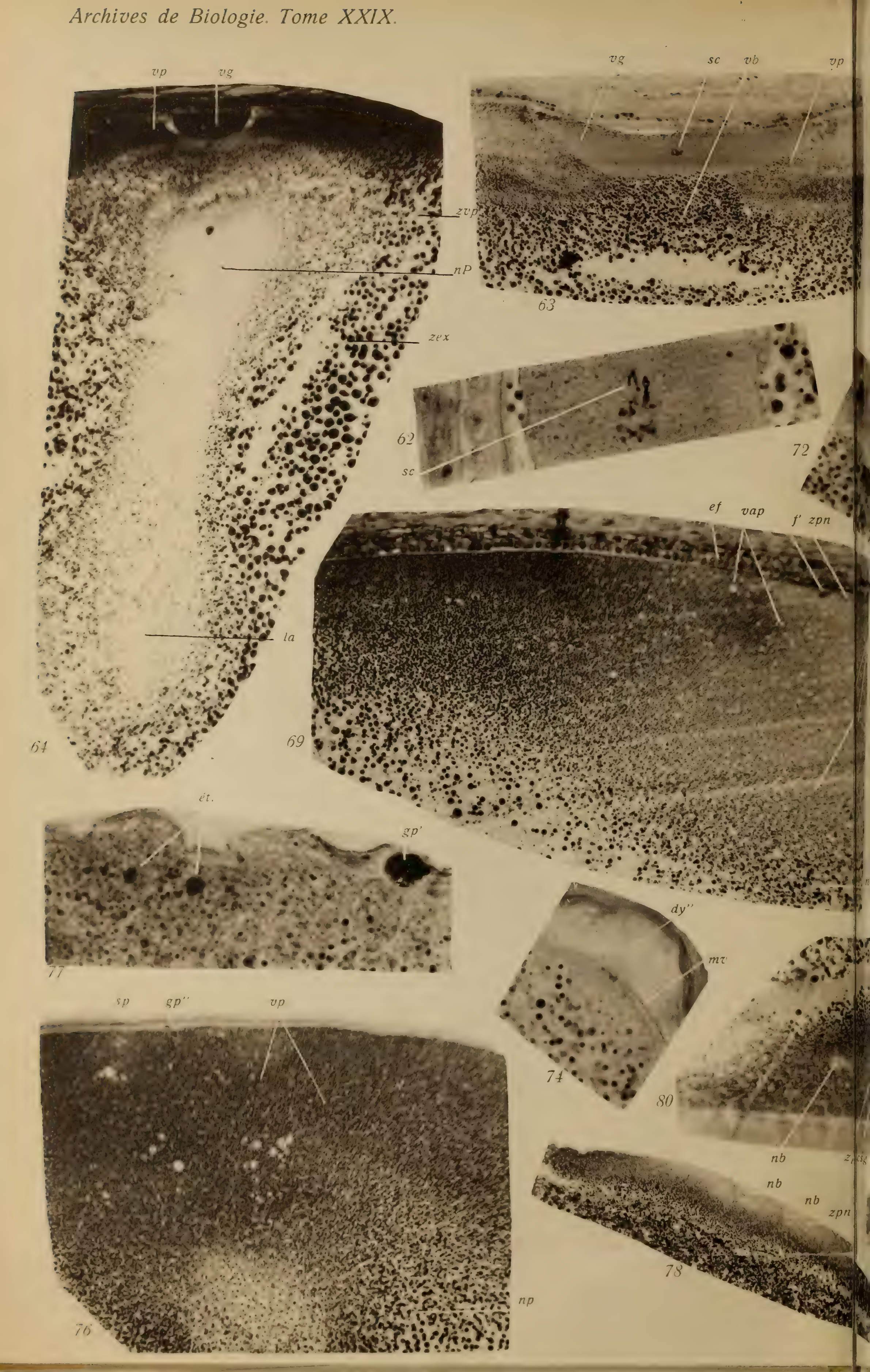
47 vg zex zen ccc cgc

61 vb vp vg

58 zen ef zex ccc zmc

45 60 55


cgn
vg
cgn
gv
zvc
zmc
ef
gv
ef
45
zex
ccc
ccc
zen
zex
vg
cnv
46
49
vg
vp
zvp
zex
zen
gv
ef
zmc
48
sc
vg
vp
be
60
zen
zex
zvp
zmc
57
59
zvc
ef
55
zmc
56
ccc
cgc
zmc
zen
zex
zvi
zvc
zmc



vp
vg
zvp
nP
zex
la
64
vg
sc
vb
vp
63
62
sc
72
ef
vap
f'
zpn
69
ét.
gp'
77
dy''
mv
74
80
nb
sp
gp''
vp
nb
nb
zpn
78
np
76

vp vg nP
68

vp vg nP
67

ef
f'
71

zo
vg
sc
ef
np
65

f'
ef

vp nP vg sc be vp
66

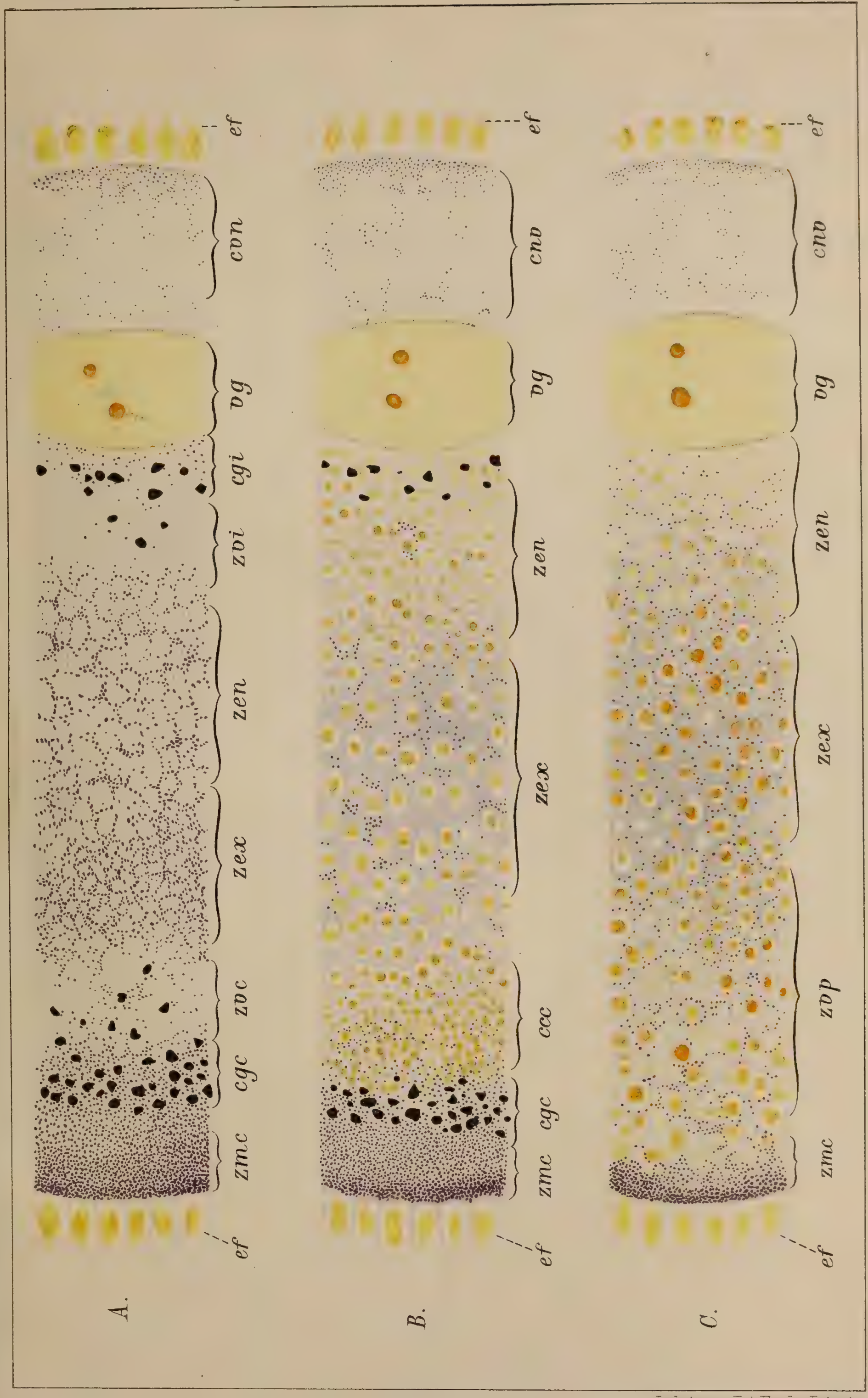
vp
ef
f'
vap
vp
nP
70

vp zpn dy''
75

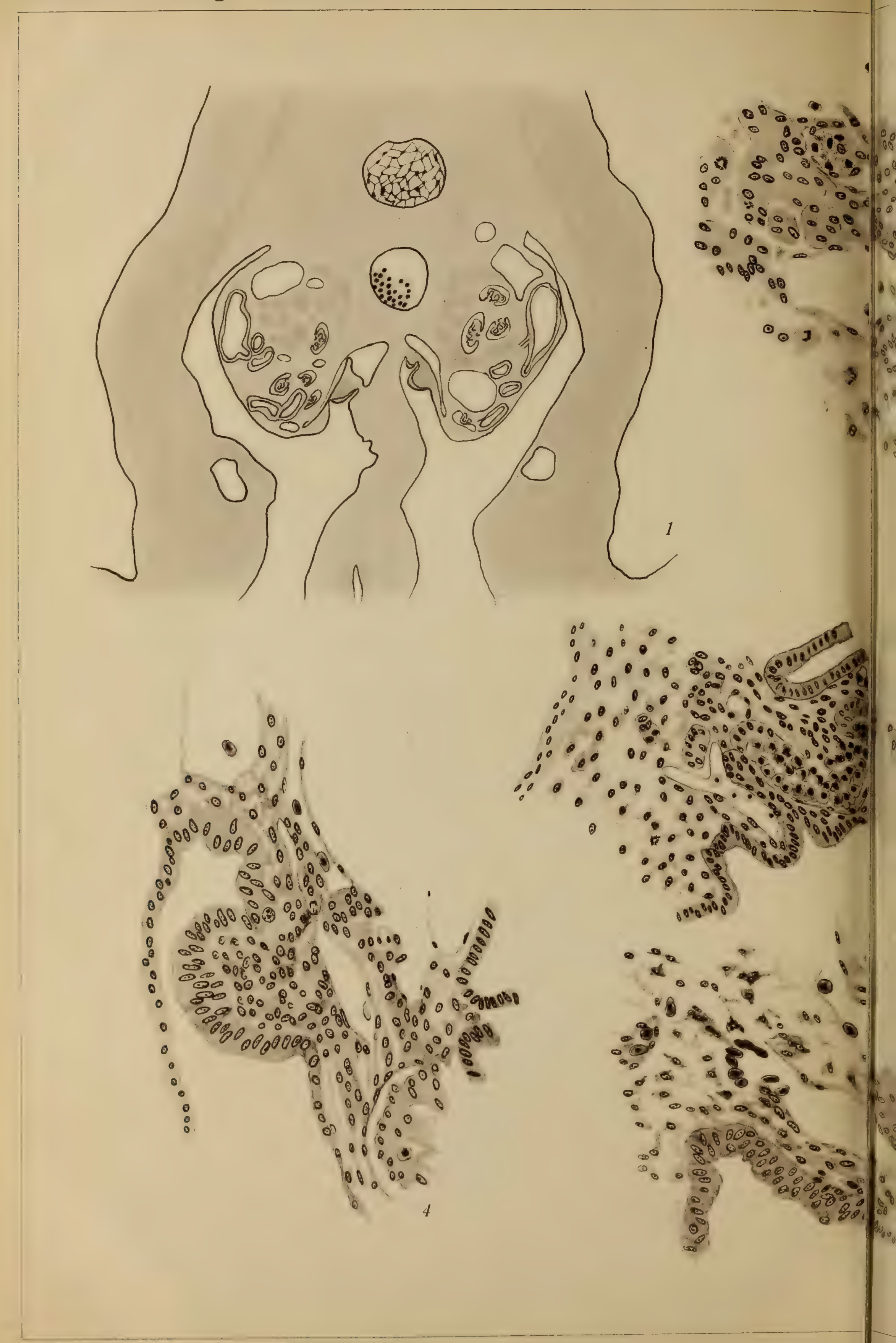
nb zpn
nb zpn
79

sg
f'' zpn vp
nP
csg
73

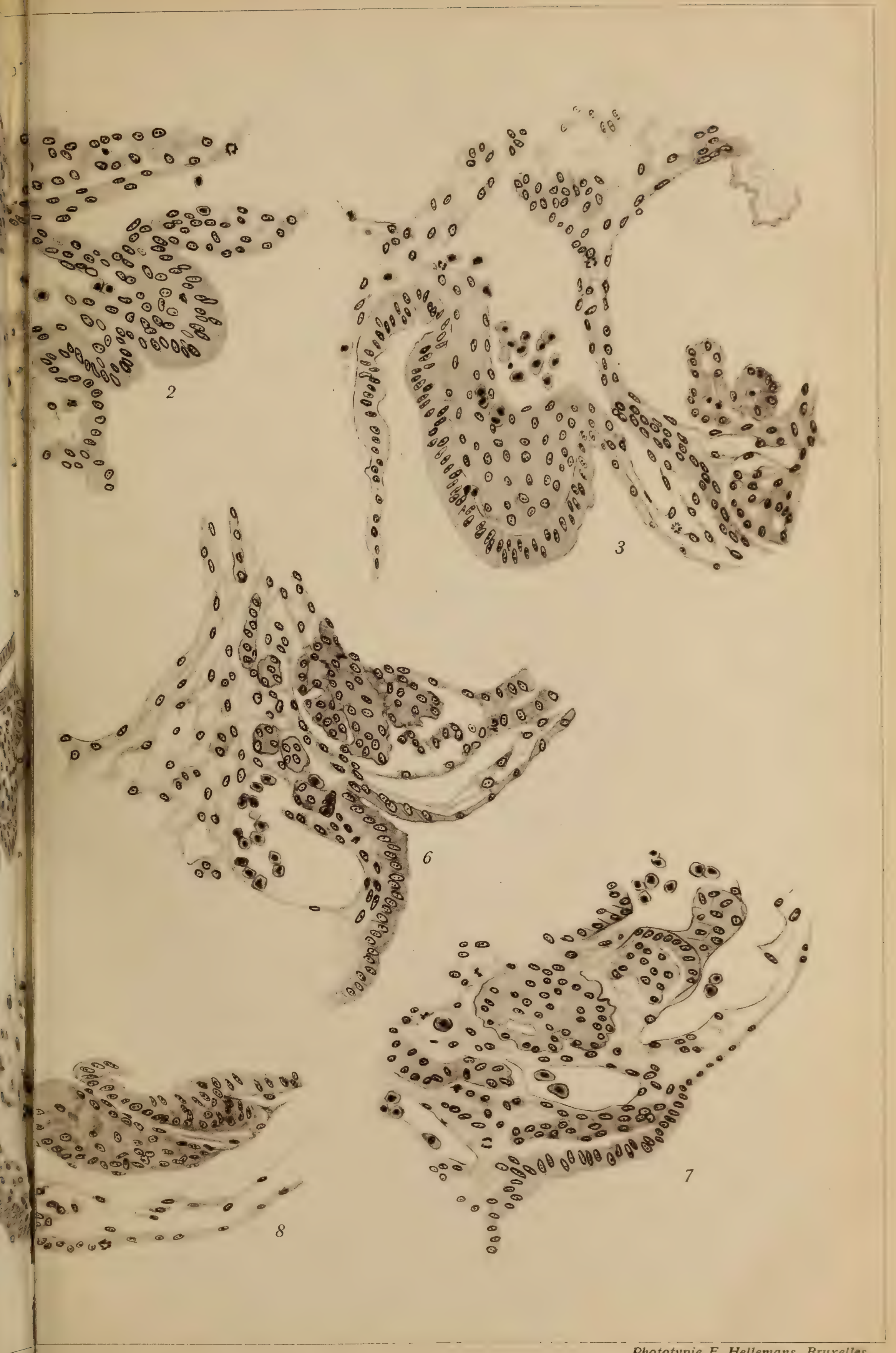
csg
81



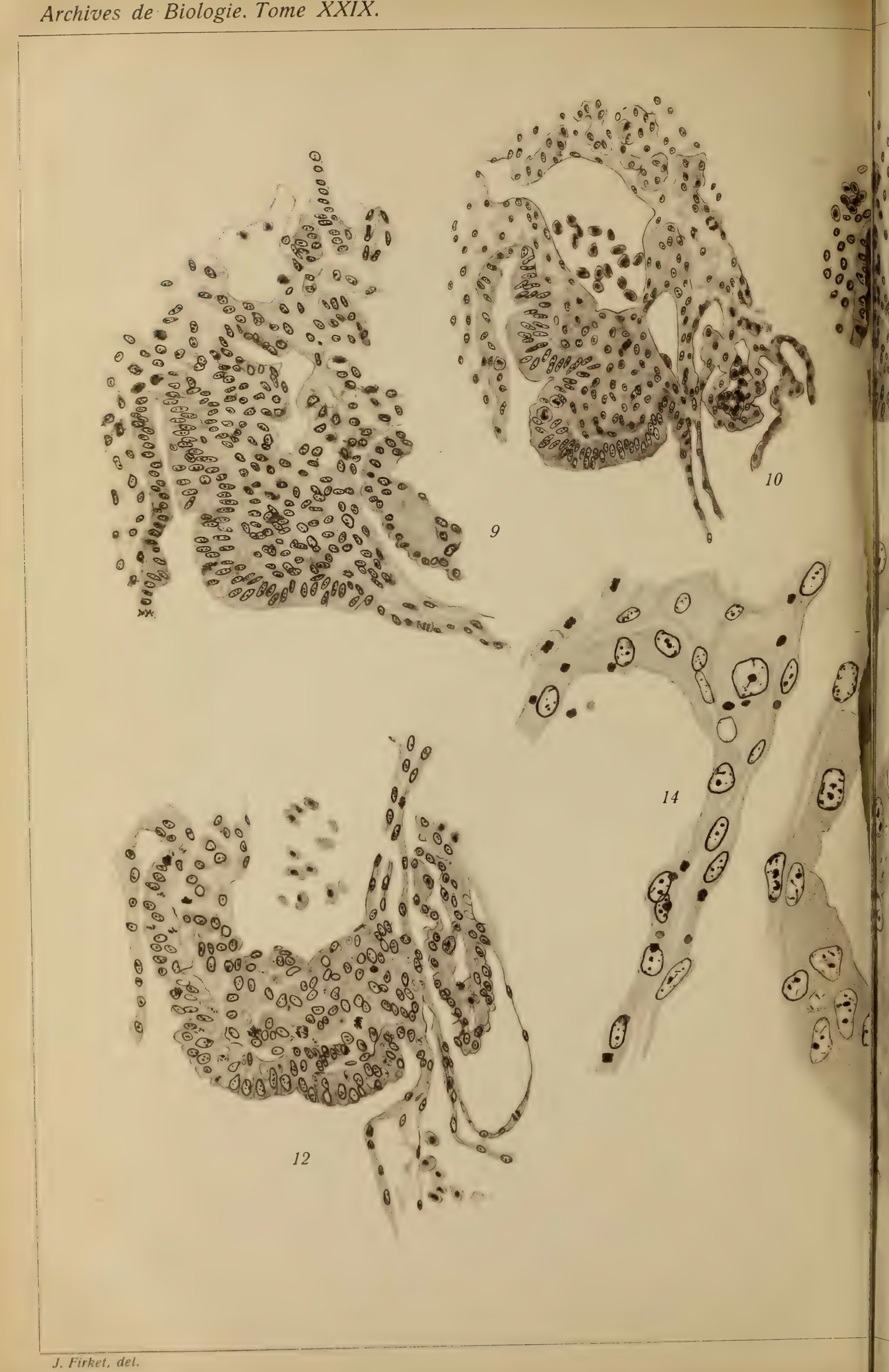
Lith.Anst.v E.A.Funke, Leipzig.



J. Firket, del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



J. Firket, del.

11

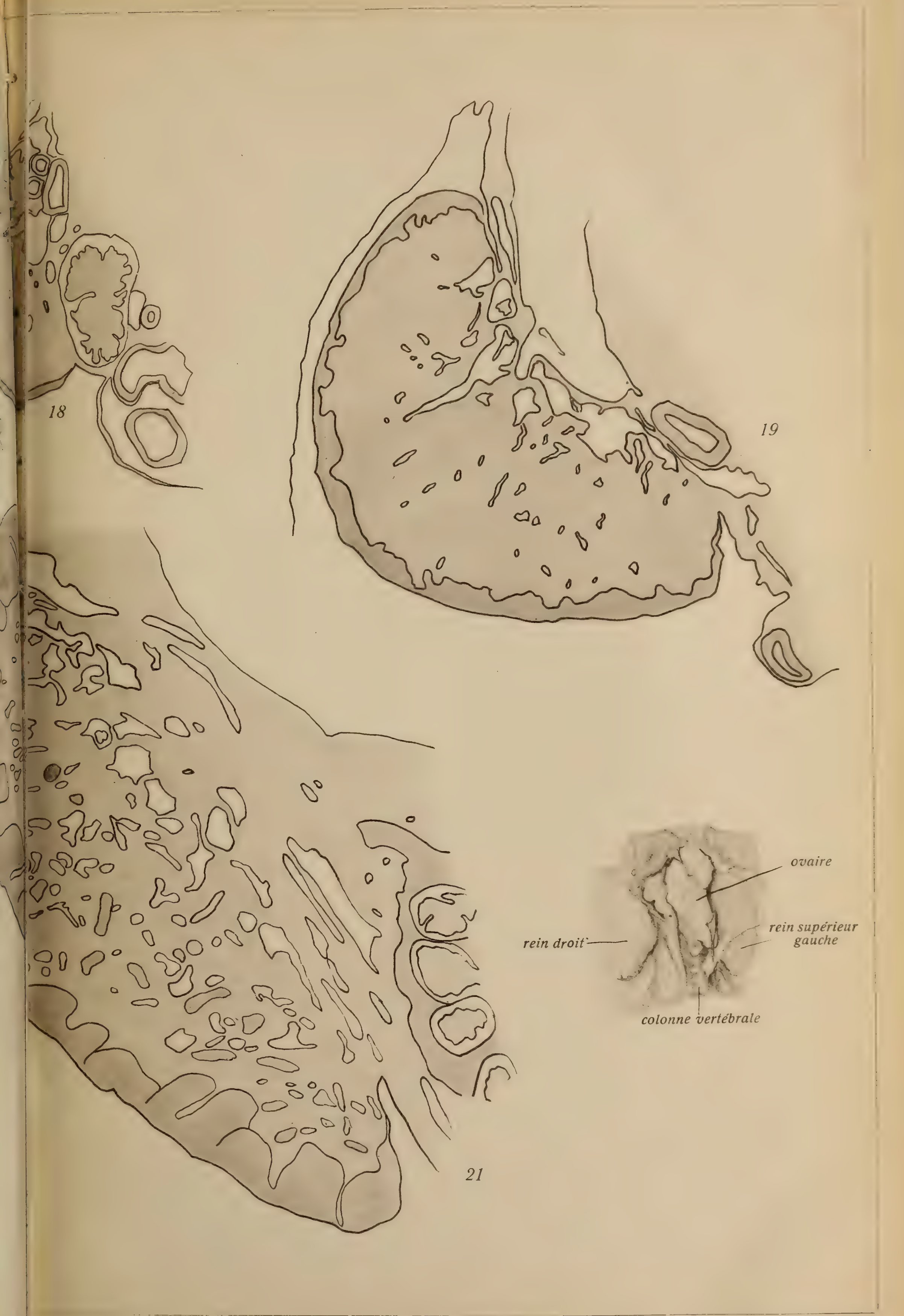
15

16

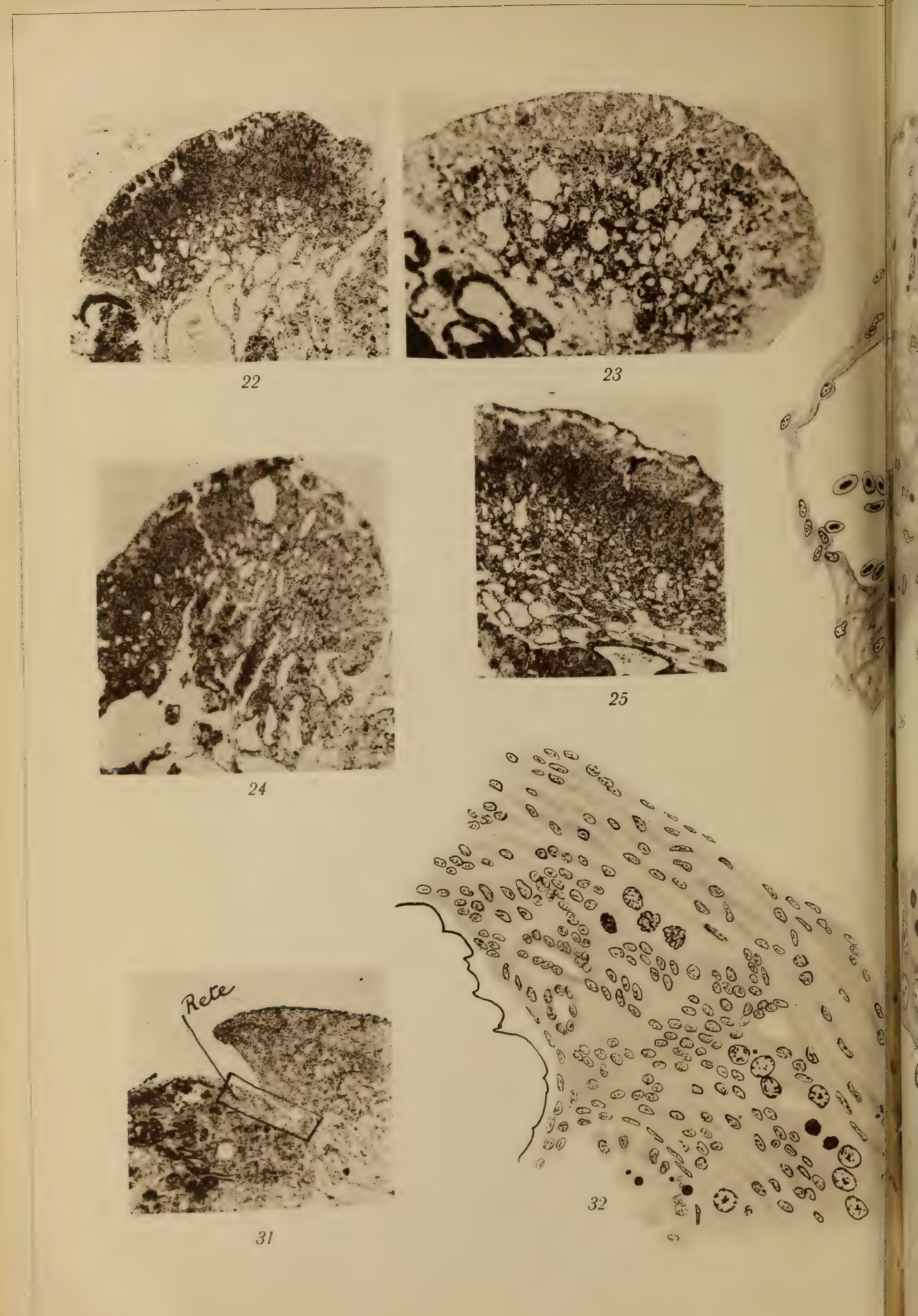
Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



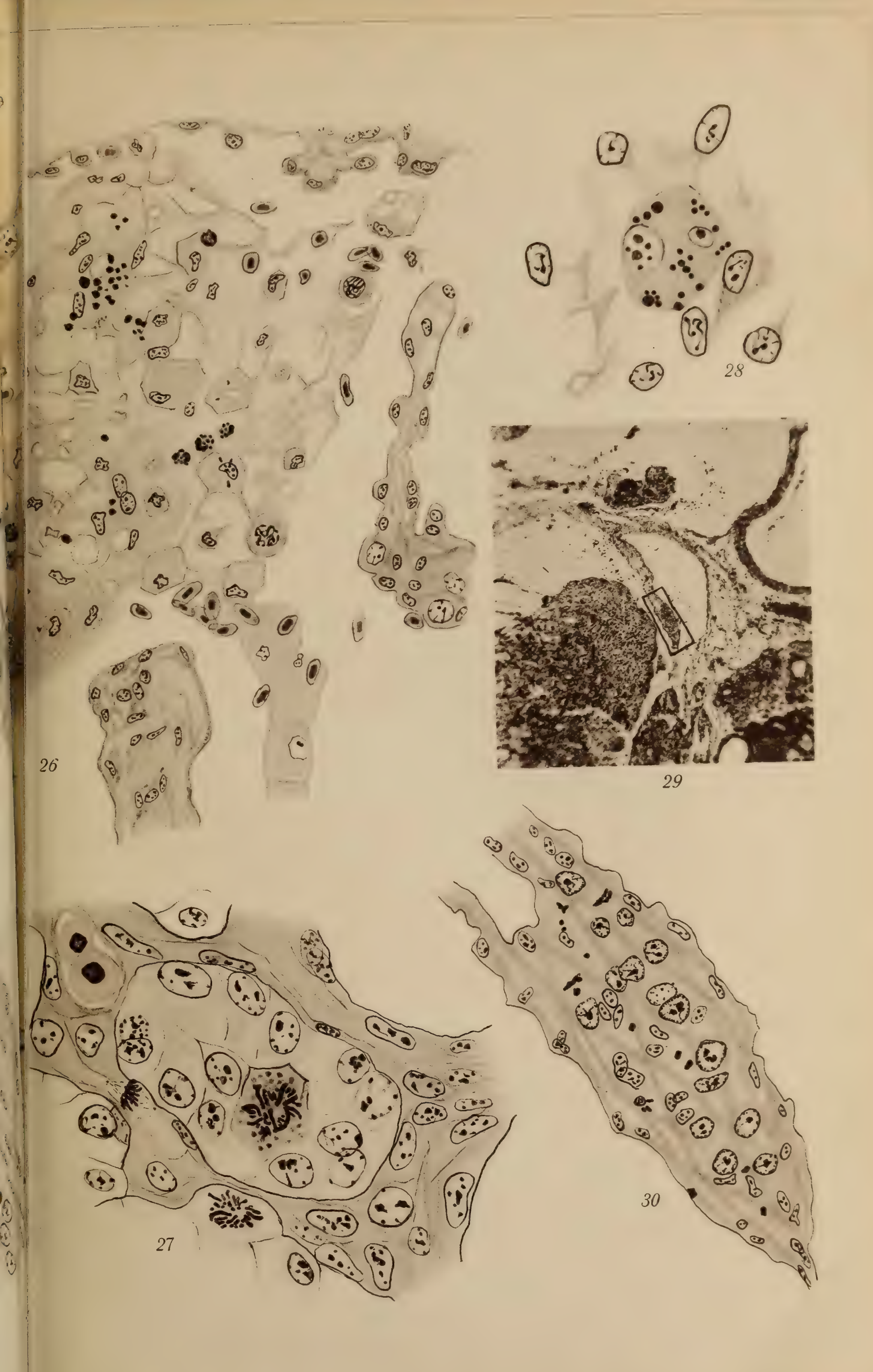
J. Firket, del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



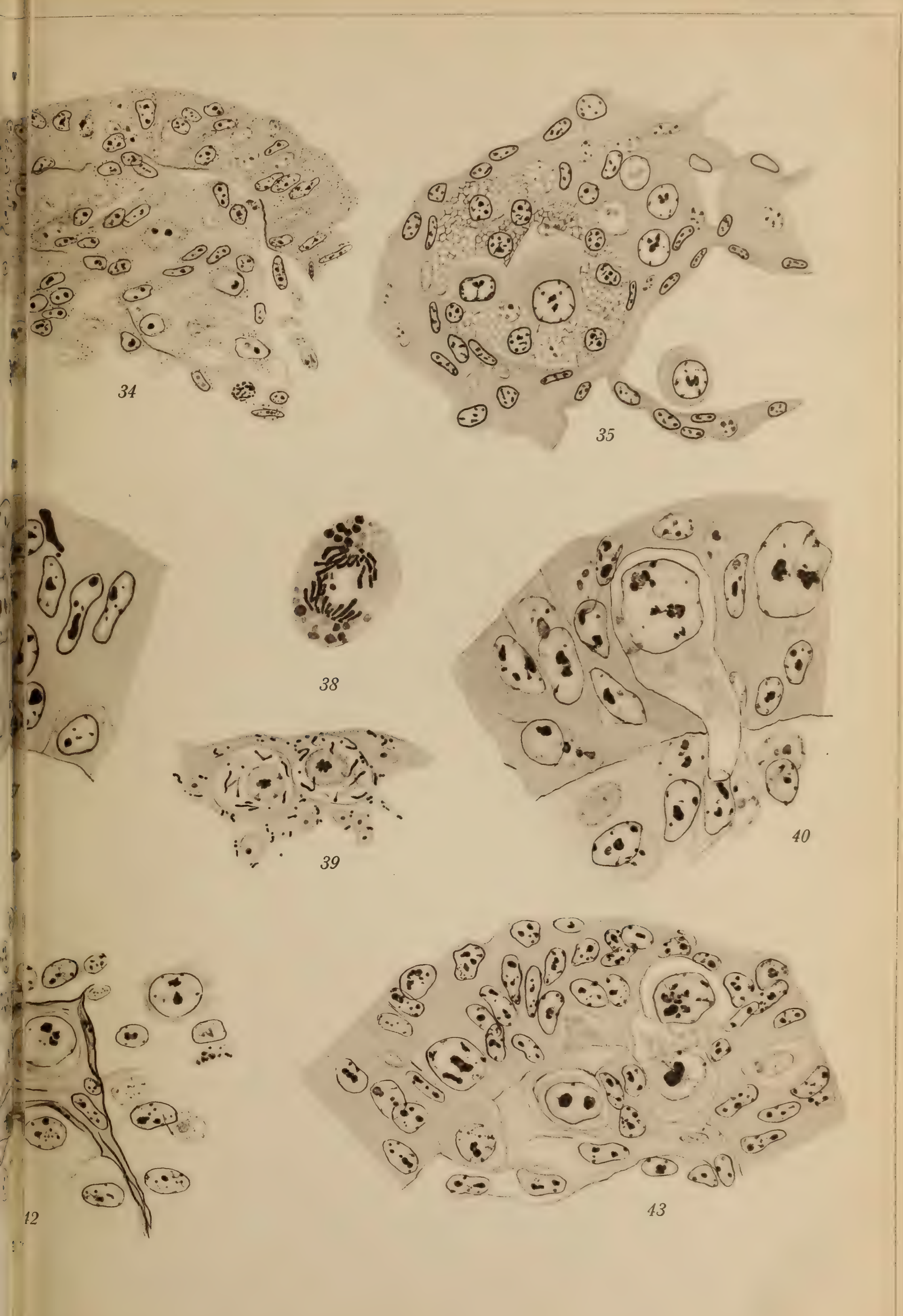
J. Firket, del.



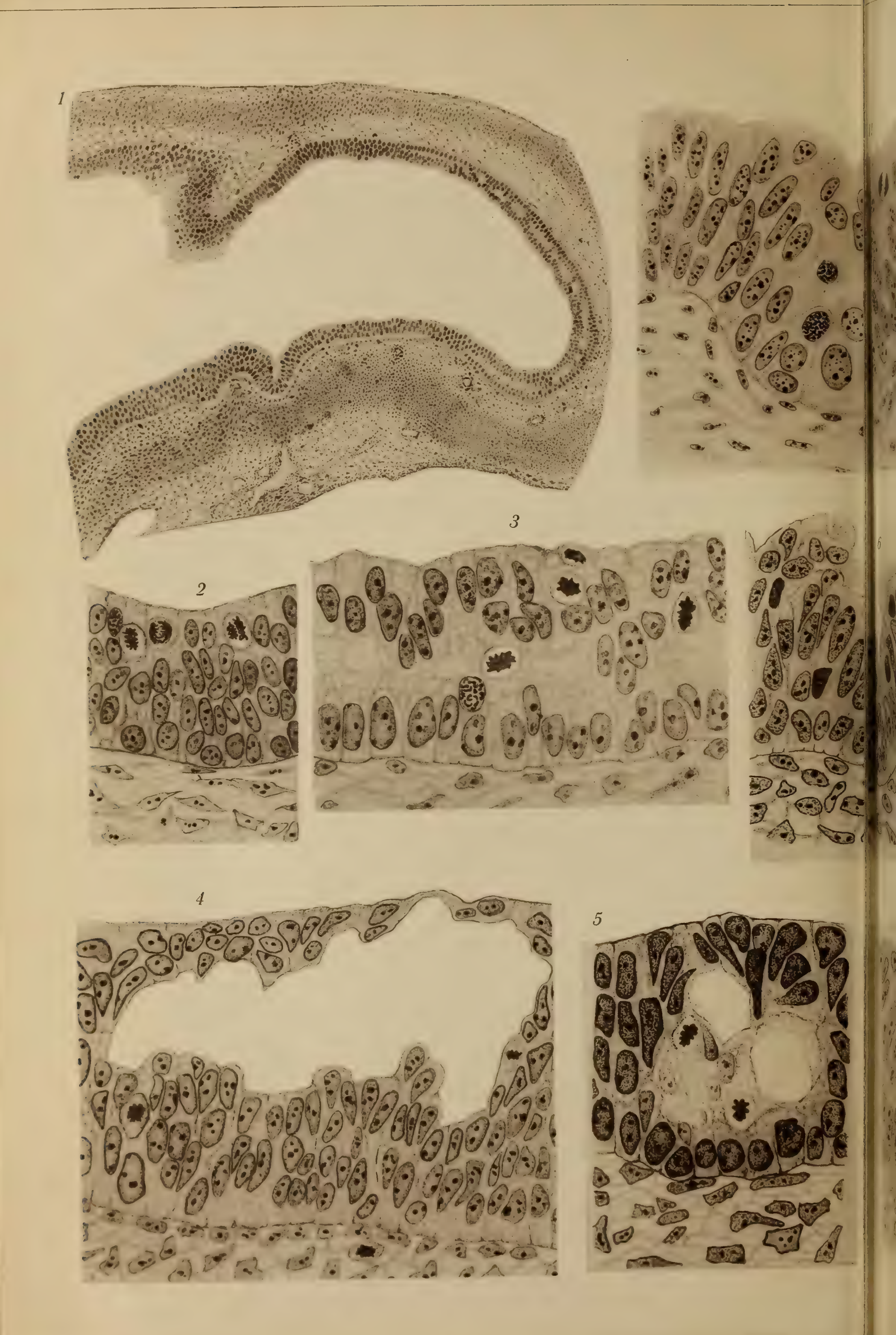
Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



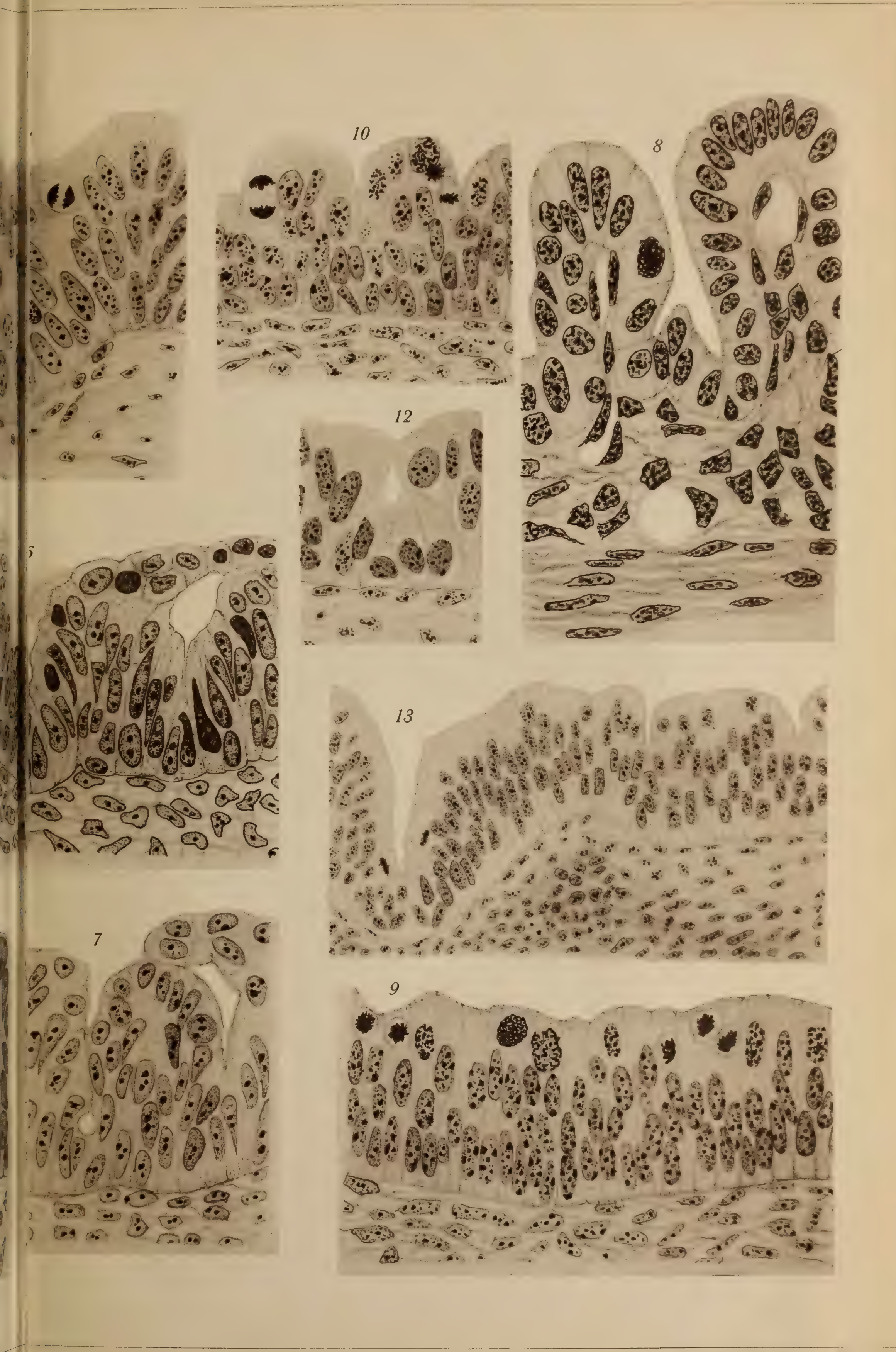
J. Firket, del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



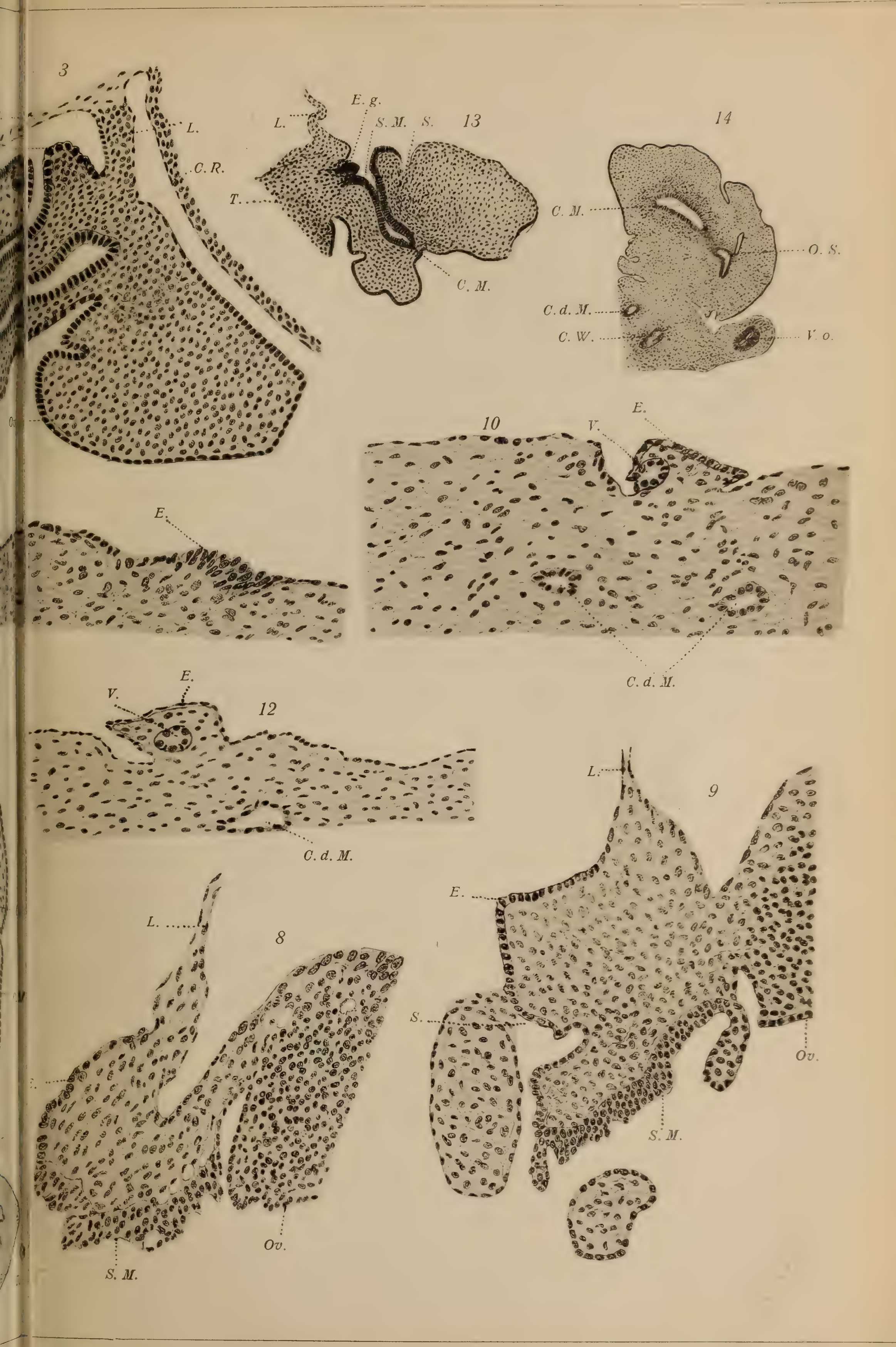
M. Delaet, del.



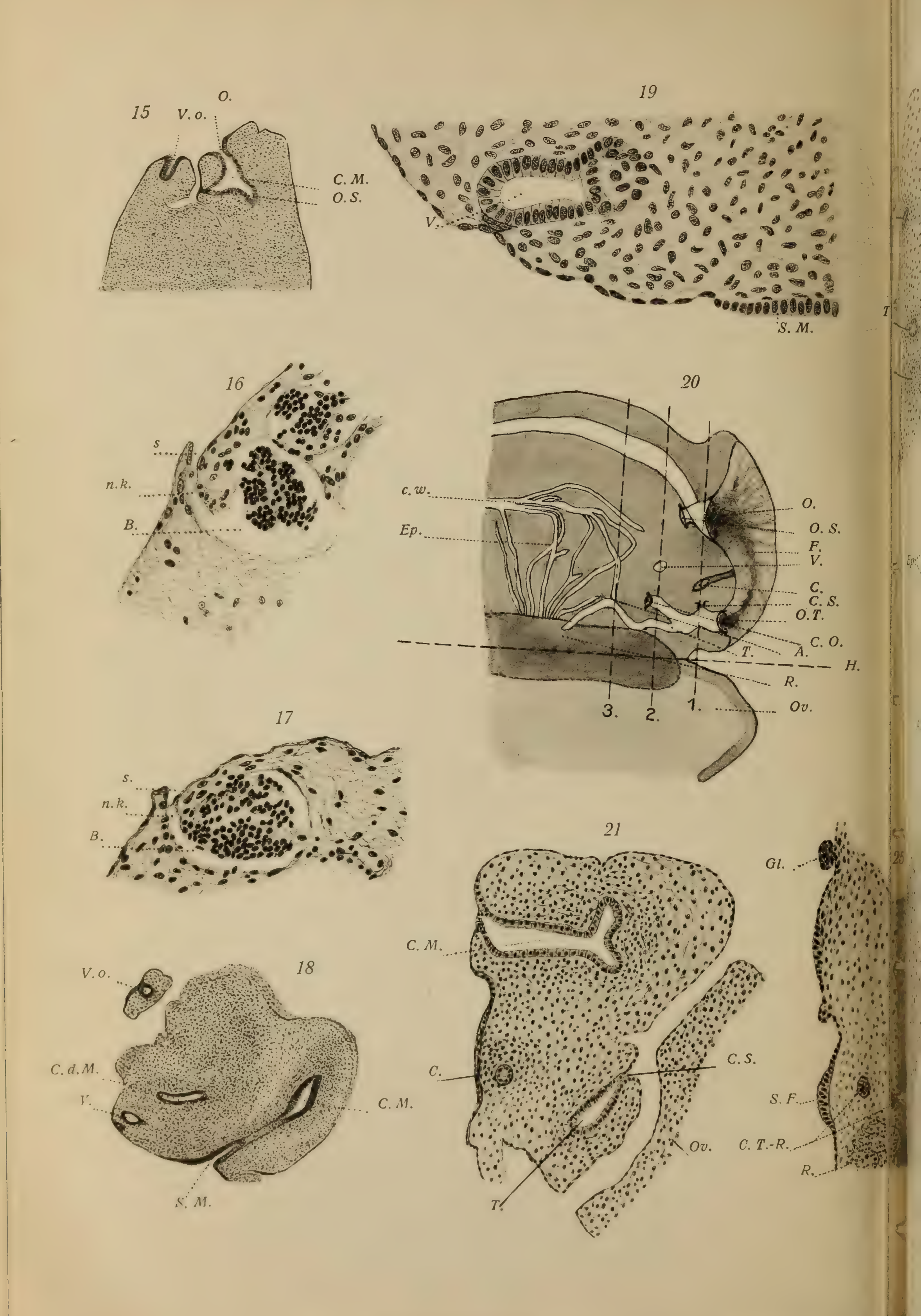
Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



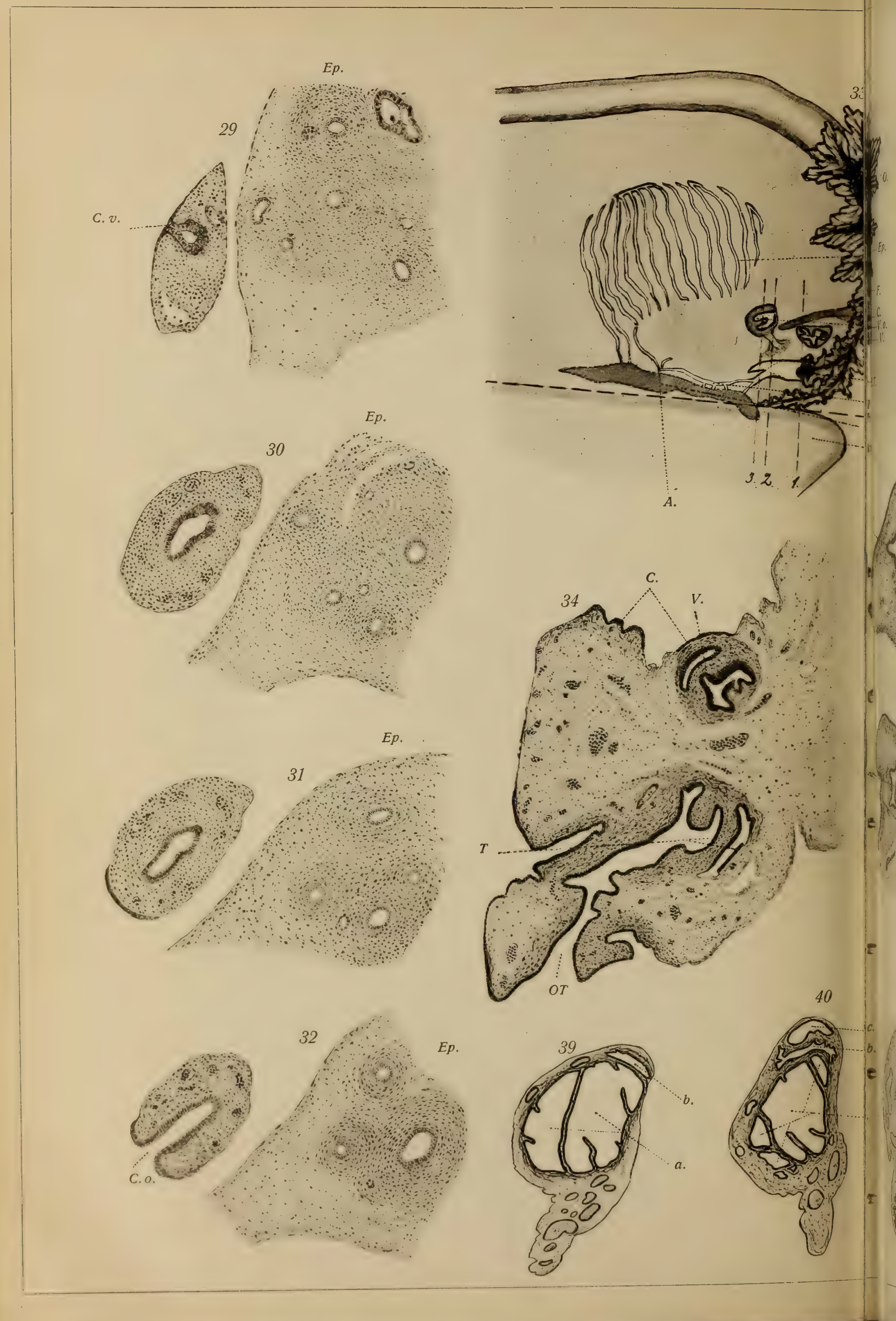
Fig. 1
P.
L.
Gl.
S. M.
2
P.
Gl.
L.
C. R.
S. M.
Ov.
P.
Gl.
V.
E.
S.
C. M.
4
L.
P.
C. R.
Gl.
E.
S.
Ov.
C. M.
5
P.
Gl.
Gl. J.
E.
C. d. M
E.
Gl.
6
L.
C.
S M.
E. g.
O. S.
Gl.
L.
E.
Gp
7
V.
C. M.
C. W.
C. d. M.



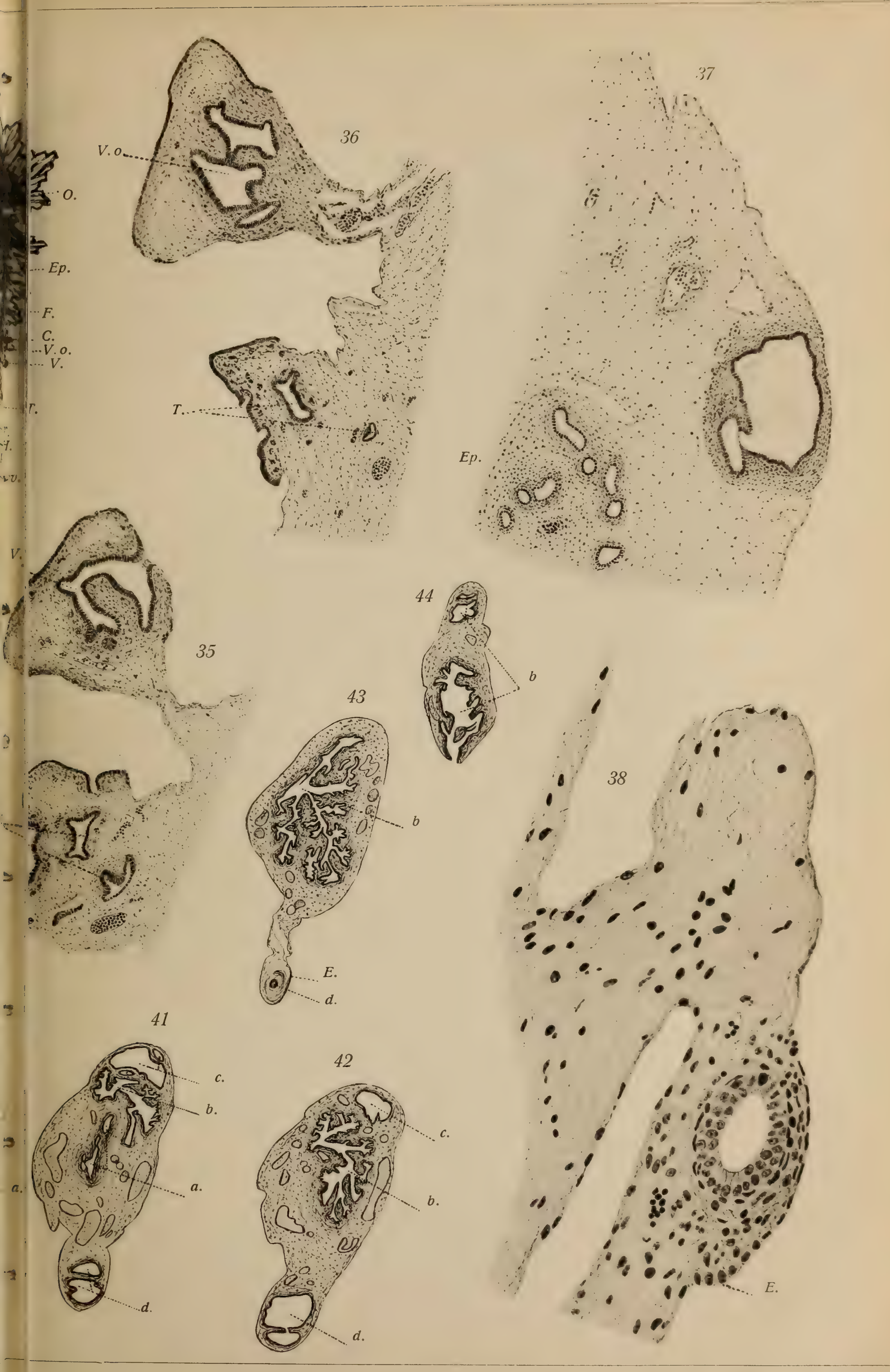
Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.


15
V.o.
O.
C.M.
O.S.
19
V.
S.M.
16
s
n.k.
B.
20
c.w.
Ep.
O.
O.S.
F.
V.
C.
C.S.
O.T.
C.O.
T.
A.
H.
R.
Ov.
3.
2.
1.
17
s.
n.k.
B.
21
C.M.
C.
C.S.
Ov.
T.
18
V.o.
C.d.M.
V.
C.M.
S.M.
Gl.
S.F.
C.T.-R.
R.


22
C. M.
C. O.
24
C. M.
E
V.
Ep.
e. T.-E.
S. F.
23
C. M.
Ep.
A.
R.
27
Gl.
26
Gl.
28
V.
S. M.

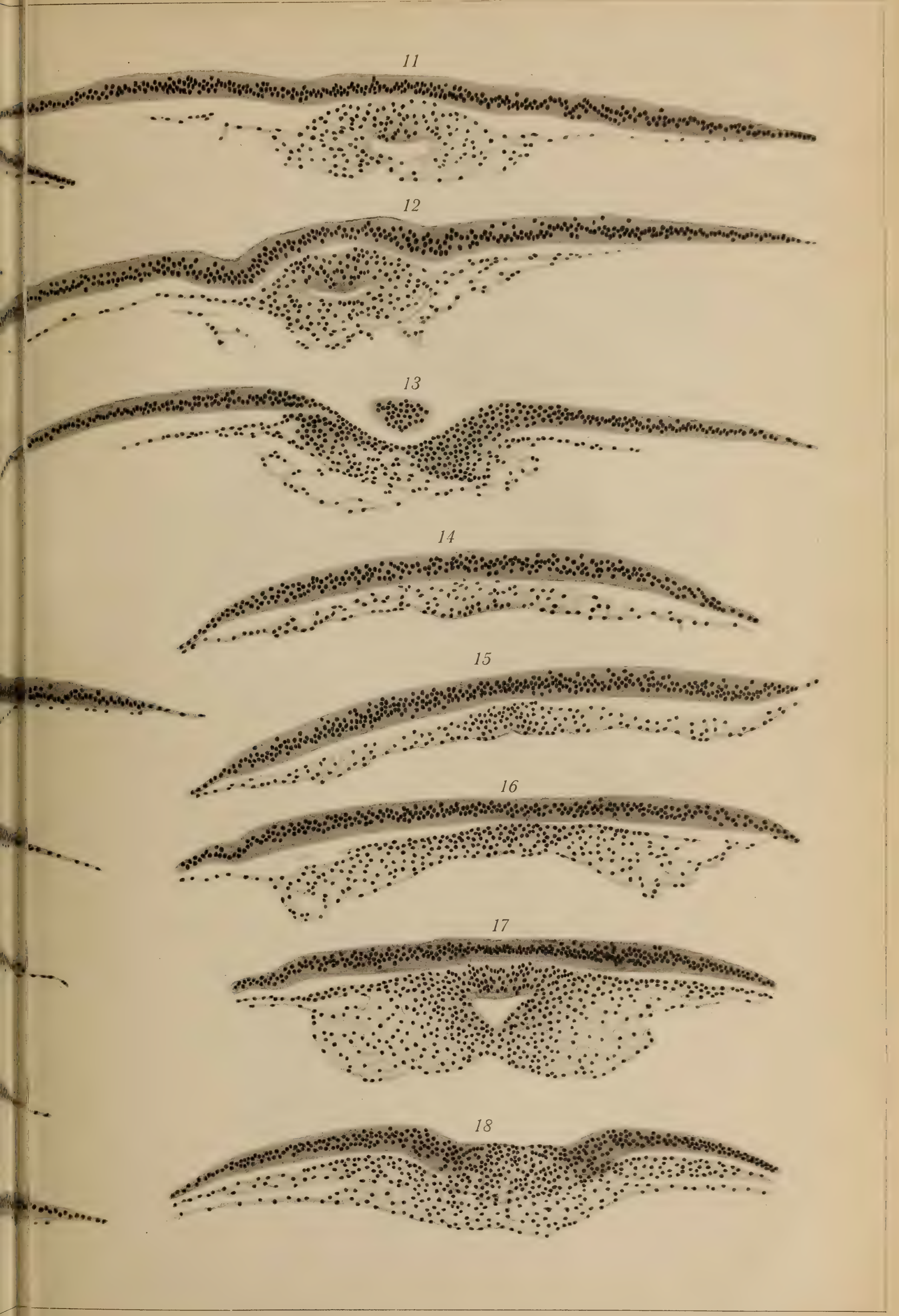


29
Ep.
C. v.
30
Ep.
31
Ep.
32
Ep.
C. o.
A.
3. 2. 1.
34
C.
V.
T
OT
39
b.
a.
40
c.
b.

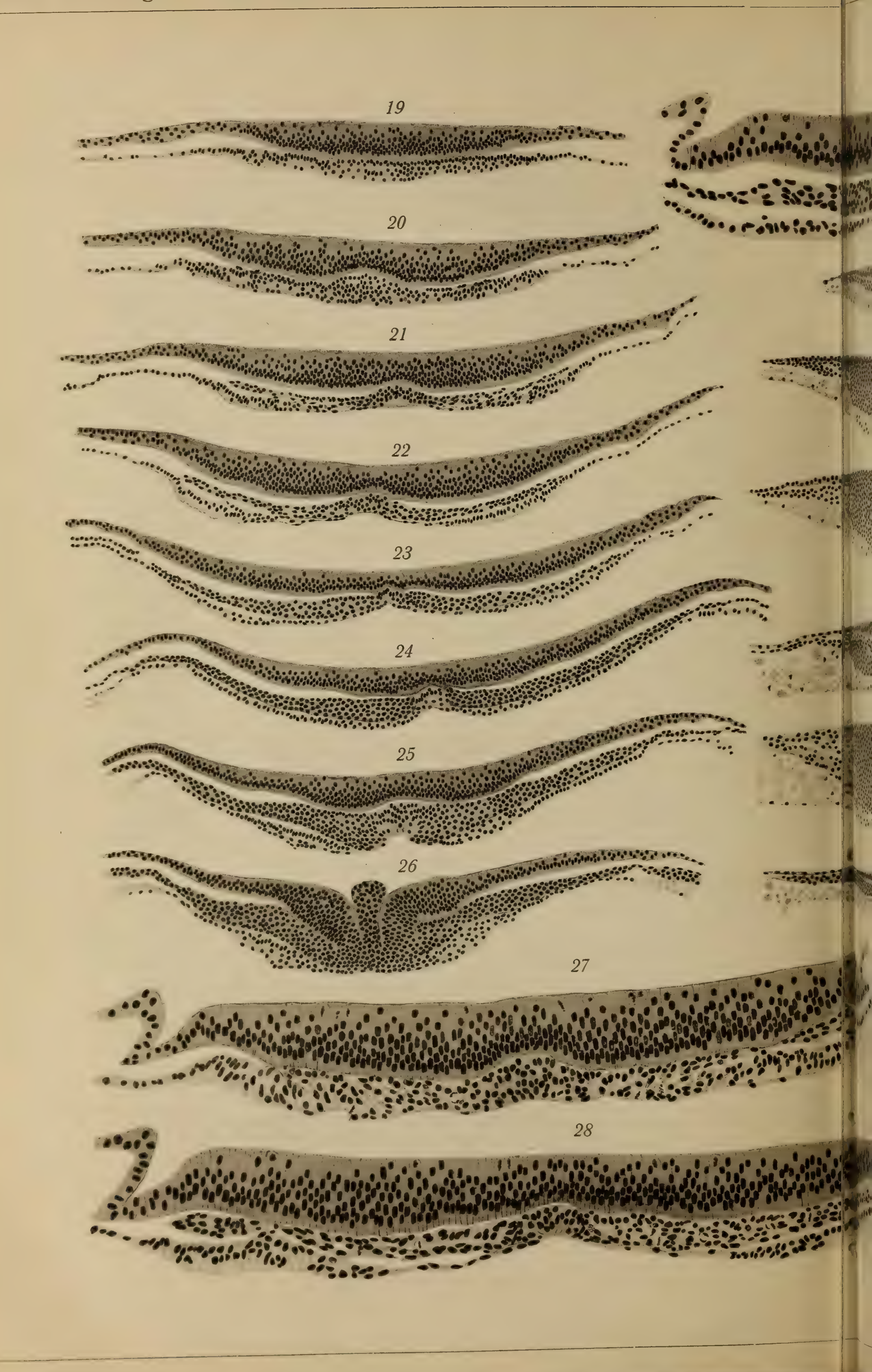


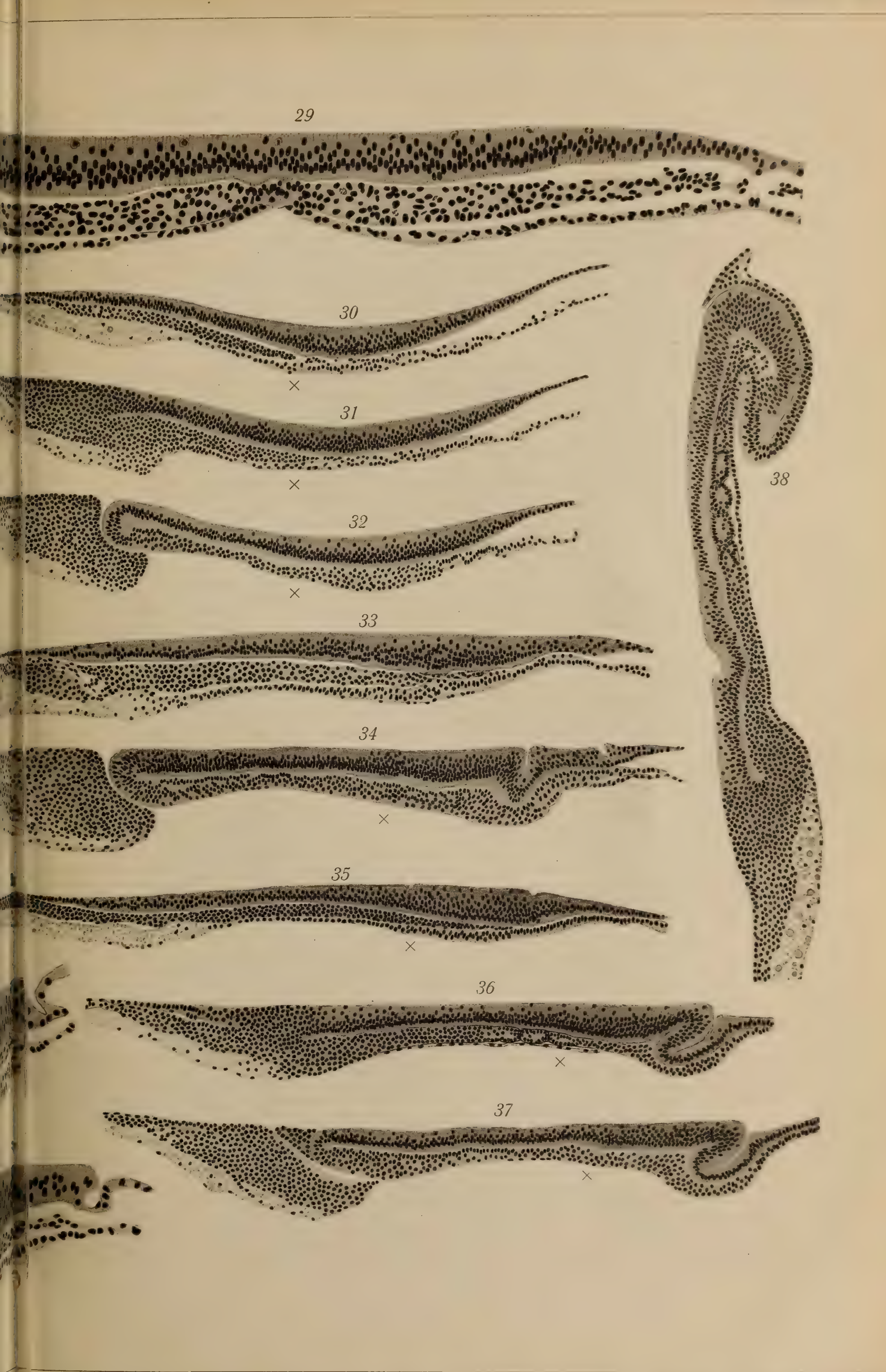
Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.


19
20
21
22
23
24
25
26
27
28



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

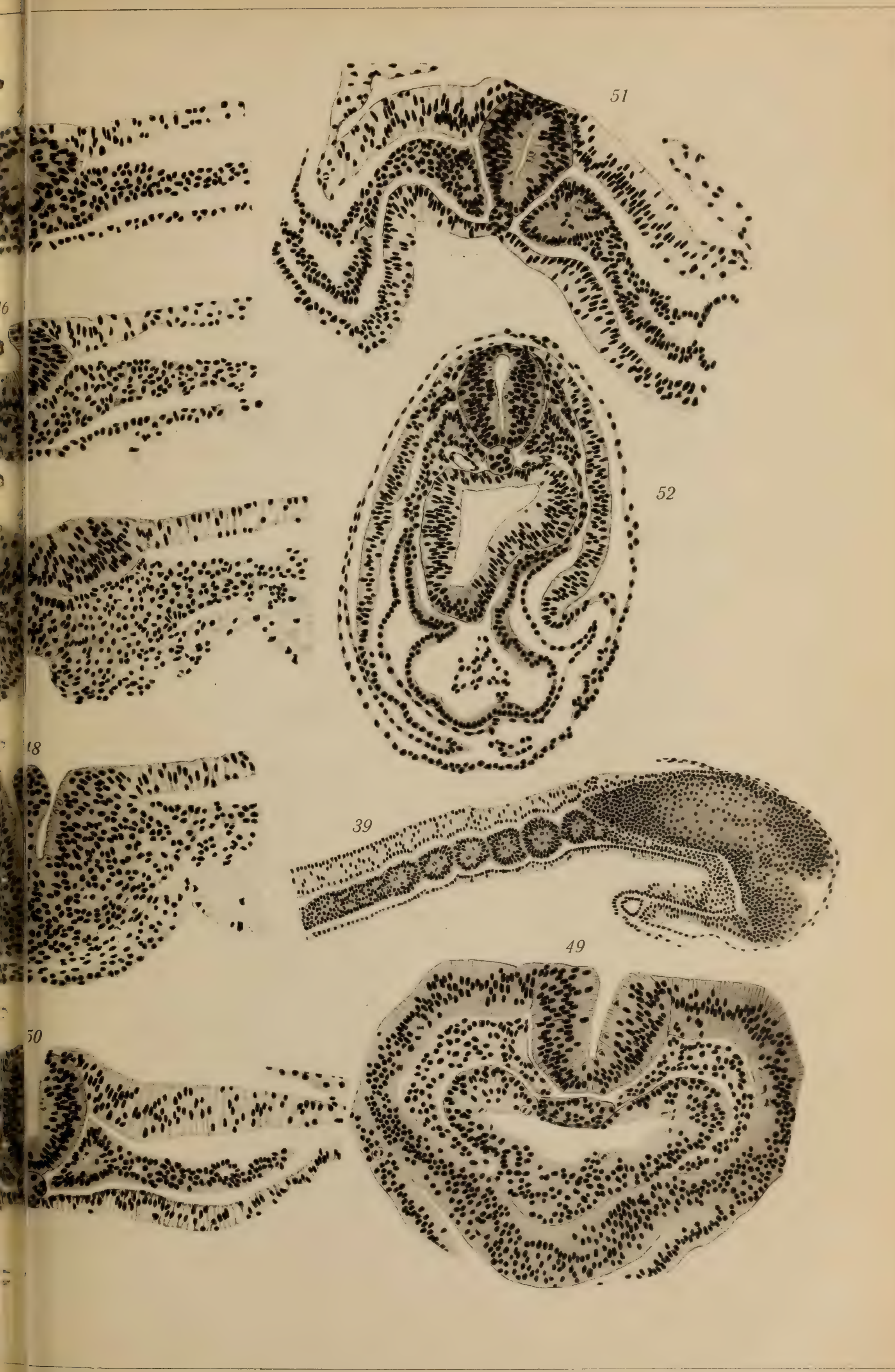
40

41

42

43

44



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

A

1 2 3

4 5 6

7 8 9

10 11 12

13 14 15 16 17

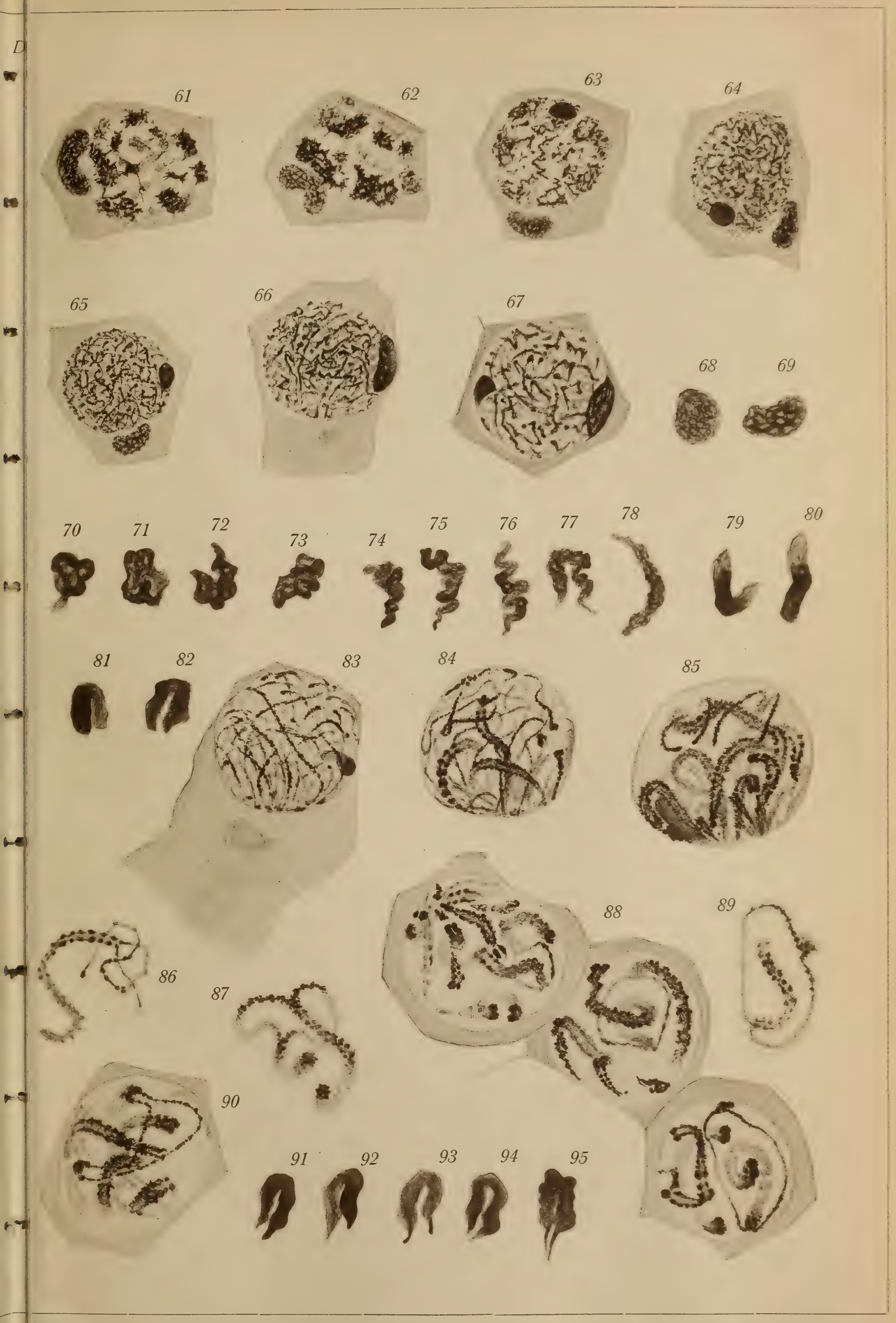
Mohr ad. nat. del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.



Mohr ad. nat. del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

E

96 97 98 99 100 101 102 103 104

105 106 107

108 109 110

111 112

F

113 114 115

116 117 118

124

119 120 121 122 123

125

Mohr ad. nat. del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

G

160 161 162 163 164 165

166 167 168 169 170 171

172 173a b

174a b c

175a b c

Mohr ad. nat. del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

188a b 189

190 191 192

H

194

~~198~~

193

195

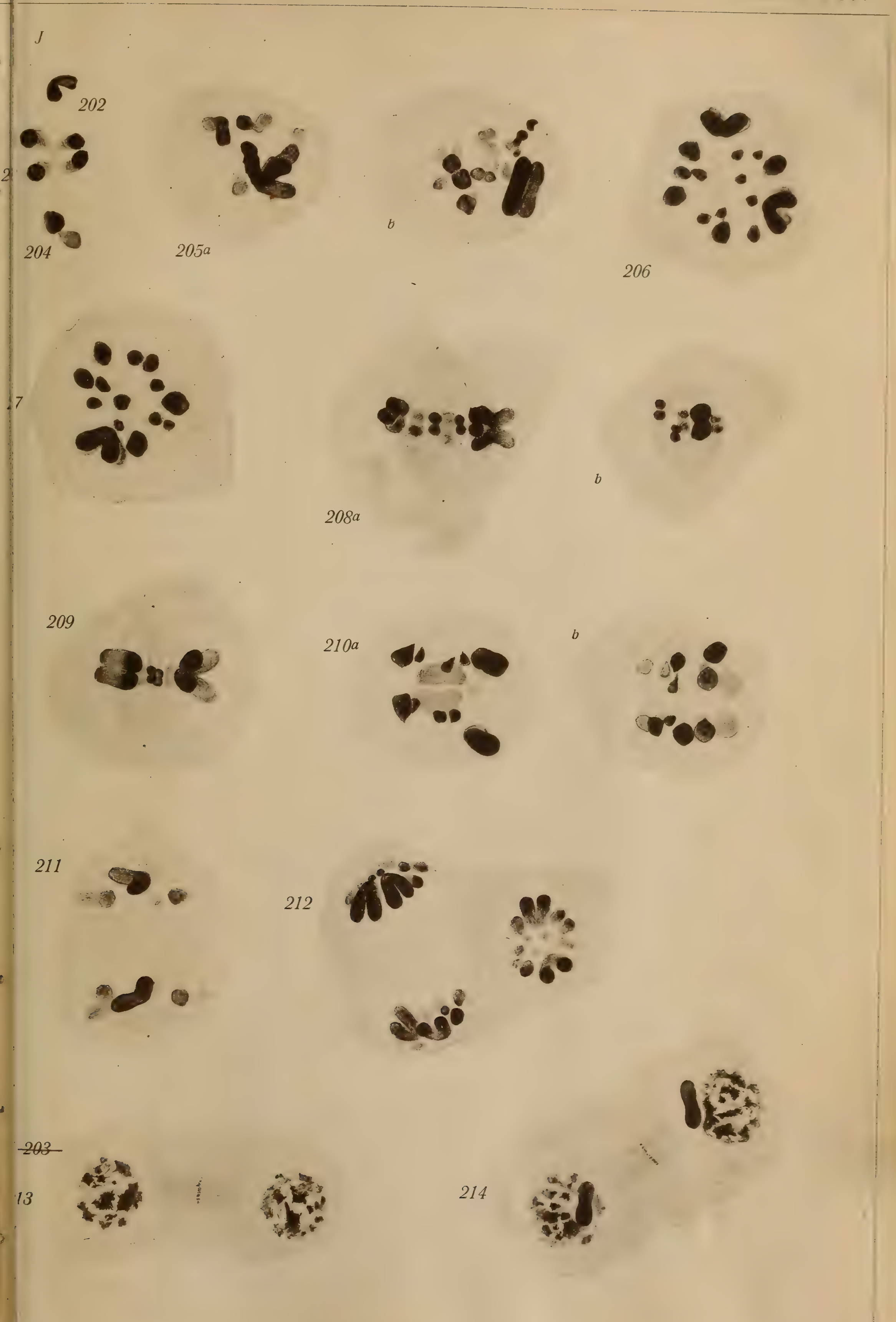
196

197 199

198

200 201a b

Mohr ad. nat. del.



Phototypie E. Hellemans, Bruxelles.

Archives de Biologie